Anatomische Untersuchungen an Sonnen- und Schattenblättern immergrüner Pflanzen

Inaugural-Dissertation

der

Hohen Philosophischen Fakultät

der Vereinigten Friedrichs-Universität Halle-Wittenberg

zur

Erlangung der Doktorwürde

vorgelegt von

Meta Hessmer

aus Hemer in Westfalen

ACAD. LUGD. BAT. BIBL.

Mit 1 Tafel und 30 Figuren

Halle a. S.
Druck von Heinrich John.
1914.

Referent: Prof. Dr. G. Karsten.

Tag der mündlichen Prüfung: 10. Juni 1914.

Meiner treuen Mutter.

Inhaltsübersicht.

Seite

I. Historischer Literaturüberblick 7
II. Das Material 13
III. Die speziellen Untersuchungen 14
1. Rhododendron hirsutum 14
2. Mahonia aquifolia 22
3. Andromeda japonica 25
4. Ilex aquifolium 27
5. Vinca major 30
6. Kalmia latifolia 31
7. Gaultheria procumbens 34
8. Hedera helix 36
9. Buxus sempervirens 38
10. Laurus nobilis 39
11. Asarum europaeum 41
12. Azalea Himodegri 42
13. Ledum palustre 43
14. Andromeda calyculata 47
15. Taxus baccata 49
16. Pinus laricio 52
IV. Zusammenfassung der Resultate 54

I. Historischer Literaturüberblick.

Die zwischen Laubblättern sonnigen und schattigen Standortes bestehenden Unterschiede sind schon seit vielen Jahren Gegenstand eingehender Untersuchungen gewesen.

Dutrochet[1]) ist mit der erste, der im Jahre 1837 auf die Beziehungen zwischen dem Licht und der anatomischen Struktur des Blattes hinweist. Welche Bedeutung das Licht und die strahlende Wärme für die Transpiration der Pflanzen besitzen, hat Wiesner[2]) 1876 hervorgehoben. Doch die grundlegenden Arbeiten auf diesem Gebiete sind von Stahl,[3]) der mit seinen Untersuchungen aus den Jahren 1880 bezw. 1882 über den Einfluß der Lichtintensität auf Struktur und Anordnung des Assimilationsparenchyms, über den Einfluß des sonnigen und schattigen Standortes auf die Ausbildung der Laubblätter einen Strom von Literatur über diesen Gegenstand entfesselt hat, der bis heute noch nicht versiegt ist. Im Laufe der Jahre sind Untersuchungen an Blättern angestellt worden, die kaum irgendeinen Teil derselben unberücksichtigt gelassen haben: die Dicke des ganzen Blattes, des Palisaden- und Schwammparenchyms, der beiderseitigen Epidermen, der Kutikula, die Gestalt und Größe der Zellen, die Anzahl der Stomata usw.

Da sich bald verschiedene Ansichten über die Ausbildung und Bedeutung des Mesophylls gegenüberstanden, so genügten

---

[1]) Dutrochet: Mém. pour servir à l'histoire anatomique ... 1837.

[2]) Wiesner: Untersuchungen über den Einfluß des Lichtes und der strahlenden Wärme. Sitzungsberichte der Akad. der Wissenschaften, Bd. 74, Abt. I, 1876.

[3]) Über den Einfluß der Lichtintensität auf Struktur und Anordnung des Assimilationsparenchyms. Bot. Ztg. 1880, Bd. 38. — Über den Einfluß von Richtung und Stärke der Beleuchtung . . . Bot. Ztg. 1880, Bd. 38. — Über den Einfluß des sonnigen und schattigen Standortes . . . Jen. Zeitschrift für Naturwissenschaft. Bd. IX, 1882.

anatomische Untersuchungen allein nicht mehr, deshalb wurde später von einigen Forschern experimentell vorgegangen. Nach Stahl bilden die Palisadenzellen das der Lichtausnutzung am besten angepaßte Gewebe. Eine ausgiebige Wanderung der Chlorophyllkörner ist hier nicht möglich, sie sind an den Längswänden verteilt, und so kann selbst bei schwacher Beleuchtung den tiefer liegenden Parenchymlagen noch eine gewisse Lichtmenge zukommen. Für Form und Orientierung der Palisadenzellen ist ihm allein die Richtung und Intensität des einfallenden Lichtes ausschlaggebend.

Pick[1]) schließt sich in seinen Untersuchungen vom Jahre 1882 Stahls Auffassung an. Er neigt zu der Annahme, daß die Palisadenform für die meisten Pflanzen eine erblich überkommene Eigentümlichkeit ist, die durch Stärke der Beleuchtung gefördert werden kann. Selbst bei ganz jungen Blättchen, die eben aus der Knospenlage herausgetreten waren, fand er bei Pflanzen mit typischer Ausbildung des Palisadengewebes schon eine deutlich ausgeprägte Längsstreckung. Daß die Intensität der Beleuchtung später von Einfluß ist, beweist nach ihm die Bildung von Palisaden auf der einen oder anderen Seite je nach der Stärke der Beleuchtung. Haberlandt[2]) dagegen vertritt eine andere Meinung. Bei seinen Studien über die vergleichende Anatomie des assimilatorischen Gewebesystems vom Jahre 1882 kommt er zu der Ansicht, daß dem abfließenden Strom der Assimilationsprodukte eine bestimmte Richtung aufgenötigt wird. Zwei Prinzipien müssen hier vereinigt werden: einmal das Prinzip der Oberflächenvergrößerung und dann das der möglichst raschen Abfuhr der Assimilationsprodukte. Dies geschieht dadurch, daß die Falten und Wände, welche die Oberflächenvergrößerung fordert, zu der vorgezeichneten Richtung der Abfuhr parallel eingeschaltet werden. Er vergleicht die Längswände der gestreckten Assimilationszellen mit den Buhnen des Hydrotechnikers, die in die regulierungsbedürftigen Flüsse eingebaut werden. Für seine Theorie macht er noch geltend, daß im spezifischen Palisadengewebe jene Zell-

---

[1]) H. Pick: Über den Einfluß des Lichtes auf die Gestalt und Orientierung der Zellen. Bot. Zentralblatt, Bd. XI, 1882.

[2]) G. Haberlandt: Vergl. Anat. des assim. Gewebesystems. Jahrbuch für wissenschaftl. Botanik. Bd. XIII, 1882.

wände, durch welche sich der Strom der auswandernden Assimilate bewegt, von Chlorophyllkörnern entblößt sind. So hängen nach ihm Form und Orientierung des Palisadengewebes von der Vergrößerung der Oberfläche und der Ableitung der Assimilate auf möglichst kurzem Wege ab, während er die topographische Anordnung des Palisadengewebes mit Stahl übereinstimmend von der Lichtintensität abhängig macht.

Von einer ganz andern Seite tritt Areshoug[1]) an die Frage heran. Auch nach ihm sind Erblichkeit und Anpassung die beiden großen Faktoren, welche die äußeren Lebensformen regulieren. Wenn jedoch die klimatischen Verhältnisse eine lebhafte Transpiration fördern, so werden auch die Blätter zu kräftigen Transpirationsorganen herangebildet, sei es durch die Struktur der Oberhaut, oder durch die des Blattparenchyms. Hierbei wird das Schwammparenchym, das hauptsächlich die Funktion der Transpiration ausübt, viel mächtiger entwickelt als das Palisadengewebe, das sogar ganz verschwinden kann, wie viele tropische Formen zeigen. Sollen die Blätter nun schwache Transpirationsorgane sein, so darf das Blattparenchym nicht zu mächtig sein, und die Lakunen zwischen seinen Zellen müssen vermindert werden; das Palisadengewebe dagegen gewinnt an Mächtigkeit. So scheint nach ihm das Palisadengewebe das Schwammparenchym zu ersetzen, wenn die Transpiration vermindert werden soll. Im Gegensatz zu Areshougs Ansicht steht Hesselmanns[2]) Behauptung, daß in der Sonne die Pflanzen mit Palisadenzellen am meisten transpirieren, diejenigen dagegen, welche eine geringe Differenzierung des Blattgewebes zeigen, weit weniger. Trotzdem erhärtet Areshoug auf Grund weiterer Untersuchungen 2 Jahre nach Hesselmanns Arbeiten seine erste Behauptung. „Die Ausbildung des Palisadengewebes bezweckt nicht so sehr eine lebhafte Assimilation, als sie die stomatäre Transpiration herabsetzt." „Wenn das Palisadengewebe sehr stark entwickelt ist, fehlen in der Regel Spaltöffnungen an der Oberseite, sind aber dort an solchen Blättern vorhanden, deren

---

[1]) Areshoug: Der Einfluß des Klimas auf die Organisation der Pflanzen . . . Englers bot. Jahrb. Bd. II, 1882.

[2]) Hesselmann: Zur Kenntnis des Pflanzenlebens schwedischer Laubwiesen. Beiheft z. b. Zentralbl., Bd. XVII, 1806.

Palisadengewebe lockerer und weniger mächtig ist.“ [1]) Er betrachtet das Palisadengewebe als einen grünen Schirm, der das Licht schwächt, so daß dadurch die Transpiration des Schwammparenchyms herabgesetzt wird. Dies wären somit die drei wichtigsten Ansichten über das Mesophyll von Stahl, Haberlandt und Areshoug aus den Jahren 1880—1882. In den zwei folgenden Dezennien werden nun die Fragen noch weiter erörtert, es wird den erwähnten Ansichten beigepflichtet, oder verschiedene werden kombiniert.

Nach Eberdt[2]) wirken Assimilation und Transpiration zusammen, während Licht nie selbständig Palisaden hervorrufen kann. Bei seinen Experimenten ist es ihm nie gelungen, trotz energischer Beleuchtung von Blattunterseiten, auf denselben auch nur eine Spur von Palisadengewebe hervorzurufen. Mit elektrischem Licht experimentiert Bonnier[3]) und findet, daß mehr Chlorophyll gebildet wird, regelmäßiger in den Zellen verteilt ist und auch da auftritt, wo es gewöhnlich nicht vorkommt, dagegen tritt das Palisadengewebe weniger deutlich hervor. Während speziell die Sonnen- und Schattenblattfrage nun für einige Jahre ruht, wird sie energisch wieder angeschnitten von Nordhausen[4]) im Jahre 1903. Er gibt zu, daß die Reaktion des Organismus zunächst als eine direkte zu betrachten ist, daß das einzelne Blatt die äußeren Reize unmittelbar beantwortet, solange es sich noch in der Entwicklung befindet. Die Blattgröße ist nach ihm abhängig von Licht und Transpiration, die Anordnung des Palisadengewebes nur vom Licht. Doch die momentan wirkenden äußeren Bedingungen sind nicht allein maßgebend für die Blattentwicklung, sondern nach seinen Untersuchungen sind auch die Nachwirkungserscheinungen früherer Vegetationsperioden hierbei beteiligt, denn brachte er Licht- und Sonnensprosse der Buche unter entgegengesetzte Bedingungen, so entwickelte trotzdem der

---

[1]) Areshoug: Über die Bedeutung des Palisadenparenchyms . . . Flora, Bd. 96, 1906.

[2]) Osk. Eberdt: Über das Palisadenparenchym. Ber. d. dtsch. bot. Ges. 1888, Bd. VI.

[3]) Bonnier: L'influence de la lumière électrique . . . Revue gen. de bot. 1895, t. VII.

[4]) Nordhausen: Über Palisadenzellen. Ber. d. dtsch. bot. Ges. 1907, Bd. XXV.

Lichtsproß im Schatten Sonnenblätter und umgekehrt der Schattensproß im Licht Schattenblätter. Als günstigsten Zeitmoment für die Einwirkung äußerer Faktoren sieht er ein weit zurückliegendes Jugendstadium der Blätter an. Rywosh[1]) ist der Ansicht, daß das Prinzip, das der gestreckten Palisadenform zu Grunde liegt, die Wasserleitung ist. Als Beweis führt er die Sukkulenten an, wo weder das Licht, noch das Bedürfnis eines Transpirationsschutzes ein Palisadengewebe hat produzieren können. Bei ihnen ist die Wasserleitung gering. Wie sehr die Wasserleitung bei der Streckung der Zellen beteiligt ist, zeigen auch die Wasserpflanzen, wo untergetauchte Blätter nie Palisaden haben, wohl aber Schwimmblätter. In den letzten Jahren sind auch die Primärblätter mit in die Untersuchungen hineingezogen worden. Da bei ihnen Nachwirkungserscheinungen früherer Vegetationsperioden ausgeschlossen sind, so kann bei ihnen bestimmter festgestellt werden, inwieweit eine direkte Beeinflussung auf die Entwicklung des Blattes wirkt. Von diesem Gesichtspunkt geleitet, unternahm Schramm[2]) anatomische Untersuchungen an Primärblättern von Licht- und Schattensämlingen. Die Frage nach der direkten Einwirkung des Lichtes auf die Ausbildung der Sämlingsblätter beantwortet er folgendermaßen: „Durch starke Insolation, verbunden mit einer Erhöhung der Transpiration, wird bei den Primärblättern der Sämlinge erstens das Bestreben hervorgerufen, das Schwammparenchym im Verhältnis zum Palisadenparenchym geringer auszubilden und zweitens der Entwicklungszustand der Blätter in der Richtung auf die Fortbildung zum spätern Sonnenblatt mehr oder weniger beeinflußt". Mit diesen Resultaten stimmen auch Nordhausens[3]) Versuche überein. Er fand, daß unabhängig von der Beleuchtung die Primärblätter als ausgesprochene Schattenformen anzusehen sind. Er konstatierte an ihnen geringere Blattdicke, Reduktion der Palisadenschicht, stärkere Ausbildung des Interzellularsystems. „Die Schattenblattbildung der erwachsenen Pflanze stellt sich somit als eine Rückkehr zur

[1]) Rywosh: Über Palisadenzellen. Ber. d. dtsch. bot. Ges. 1907, Bd. XXV.

[2]) Schramm: Über die anatomische Jugendform des Blattes ..... Flora 1912. N. F. IV.

[3]) Nordhausen: Über Sonnen- u. Schattenblätter. 2. Mitteilg. Ber. d. dtsch. bot. Ges. 1912, Bd. XXX.

Primärblattform dar, die einerseits durch äußere Faktoren (Schatten), andererseits durch innere Ursachen veranlaßt wird".

Überblickt man nun das Material, das die einzelnen Forscher ihren Untersuchungen zu Grunde gelegt haben, so fällt es auf, daß sie fast stets Blätter von krautigen Pflanzen oder von Laubbäumen untersucht haben, den Blättern immergrüner Pflanzen aber kaum Berücksichtigung geschenkt haben. Nur ganz vereinzelt sind immergrüne Blätter nebenbei mit in die Untersuchungen hineingezogen worden, was gerade bei der akuten Frage über Sonnen- und Schattenblätter besonders auffallend ist. Zwar erwähnt Stahl schon die immergrünen Blätter und sagt, daß selbst in sehr schattiger Lage bei ihnen noch eine relativ starke Ausbildung des Palisadengewebes zu finden sein soll. Als besonders instruktives Beispiel führt er Vaccinium vitis idaea und myrtillus an. Bei der Heidelbeere findet er die Verschiedenheiten zwischen Sonnen- und Schattenblättern sehr ausgeprägt. Die Dicke des Sonnenblattes verhält sich zu der des Schattenblattes wie 1 : 0,6. Bei der Preißelbeere ist es ähnlich, trotzdem sind hier noch drei Zellagen zu Palisadenzellen entwickelt, während bei der Heidelbeere nur die Zellen der obersten Lage zu Trichterzellen, alle übrigen zu flachen Sternzellen ausgebildet sind. Auch bei Ilex aquifolium, Vinca minor und Pirolaarten ist selbst an sehr schattigen Orten immer noch ein verhältnismäßig kräftig entwickeltes Palisadenparenchym vorhanden. Die Erscheinung erklärt er wie folgt: „Offenbar werden an die langlebigen Blätter der immergrünen Pflanzen noch andere Ansprüche — größere Festigkeit, Widerstand gegen Frost — gemacht, die eine so weitgehende Akkomodation an die Beleuchtungsverhältnisse wie bei den im Herbst abfallenden Blättern nicht gestatten." [1]) Auch Eberdt[2]) hat Vaccinium vitis idaea und myrtillus untersucht, fand aber entgegen Stahl, daß die Schattenblätter, die kleiner als die Sonnenblätter waren, dieselbe Dicke hatten, und daß ihre innere Struktur derjenigen der Sonnenblätter fast gleich kam.

---

[1]) Stahl: Über den Einfluß des sonnigen und schattigen Standorts.... Jen. Zeitschr. f. Nat. 1882, Bd. IX.

[2]) Eberdt: Über Palisadenparenchym. Ber. d. dtsch. b. Ges. 1888, Bd. VI.

Von Buxus sempervirens behauptet Haberlandt,[1]) daß sich das Schattenblatt weder in der Gesamtdicke, noch in der Ausbildung des Palisadengewebes von dem Sonnenblatt unterscheidet. Nach Pick[2]) soll auch bei Hedera helix die typische Gestalt der Palisadenzellen im Schattenblatt verschwinden. Das Sonnenblatt hat noch zwei deutliche Palisadenschichten, „während die Zellen des assimilatorischen Gewebes beim Schattenblatt rundlich oder parallel der Blattoberfläche etwas gestreckt sind". Mathuse[3]) dagegen konnte eine kräftigere Entwicklung des eigentlichen Assimilationsgewebes auch bei den unter den besten Beleuchtungsverhältnissen gedeihenden Epheublättern nicht beobachten.

In Anbetracht dieser sich zum Teil widersprechenden Angaben schien es lohnend, noch einmal näher auf die betreffenden Blätter einzugehen und auch vor allen Dingen eine größere Anzahl von immergrünen Blättern zu untersuchen. Deshalb soll die Aufgabe der folgenden Untersuchungen darin bestehen, die anatomische Struktur der Sonnen- und Schattenblätter immergrüner Pflanzen festzustellen.

II. Das Material.

Die zu untersuchenden Pflanzen stammen zum größten Teil aus dem hiesigen botanischen Garten; Mahonia aquifolia und Laurus nobilis sind der Stadtgärtnerei entnommen. Außer dem hiesigen Ilex wurde auch noch Ilex aquifolium aus dem Bonner botanischen Garten untersucht, weil dort eine dichte Hecke dieses Strauches vorhanden ist und deshalb die Vermutung nahe lag, besonders scharf ausgeprägte Unterschiede zwischen Sonnen- und Schattenblättern zu finden. Die Blätter wurden Mitte Oktober gesammelt und in Alkohol konserviert. Pinus laricio und Taxus

[1]) Haberlandt: Physiologische Pflanzenanatomie. Leipzig 1909.

[2]) Pick: Einfluß des Lichts auf das Assimilationsgewebe. Bot. Zentralbl. 1882, Bd. XI.

[3]) Mathuse: Über abnormes sekundäres Wachstum von Laubblättern. Berliner Diss. 1906.

baccata dagegen wurden im Januar gepflückt. Sonnen- und Schattenblätter wurden stets demselben Individuum entnommen, damit alle schwer zu kontrollierenden Nebeneinflüsse wie Standort, Bodenbeschaffenheit ausgeschlossen waren. Als Sonnenblätter mögen im folgenden die an der Südseite des Strauches exponierten Blätter bezeichnet werden, als Schattenblätter die von der Nordseite, bezw. bei kleinen Sträuchern die aus dem Innern. Die Erntezeit bürgt für das vollständige Ausgewachsensein der Blätter. Auch wurde soviel wie möglich darauf geachtet, daß Sonnen- und Schattenblätter von demselben Jahrgang waren. Die zu untersuchenden Blattstellen wurden immer der Laminamitte entnommen, was besonders inbezug auf die Anzahl der Stomata wichtig war.

Da die Differenzen der einzelnen Messungen nur zwischen engen Grenzen schwankten, so wurde es als genügend angesehen, bei der Angabe von Zahlen das Mittel von je 6 Blättern zu nehmen.

Die Zeichnungen wurden mit dem Zeichenapparat hergestellt.

III. Die speziellen Untersuchungen.

1. Rhododendron hirsutum.

Wie auch Breitfeld[1]) hervorhebt, haben die meisten Rhododendroideen eine stark entwickelte Kutikula, so auch Rhododendron hirsutum. Beim Sonnenblatt erreicht die ganze Außenwand der Epidermis auf der Oberseite eine Dicke von 8 μ, auf der Unterseite von 4 μ; beim Schattenblatt von 6 μ bezw. von 4 μ. Die Epidermiswände sind überall leicht gewellt. Beim Sonnenblatt kommen auf 1 mm 48 Epidermiszellen auf der Oberseite, 56 auf der Unterseite; beim Schattenblatt 36 bezw. 51, folglich weist auch hier, wie so häufig, das Schattenblatt die größere Zellform auf. Die Epidermis ist mehrschichtig. Da es nicht im Rahmen der Arbeit lag, die Epidermis entwicklungs-

[1]) Breitfeld: Der anatomische Bau der Blätter der Rhododendroideen. . . . Englers bot. Jahrb. 1888, Bd. IX.

geschichtlich zu untersuchen, so wird hier nicht berücksichtigt, ob das Hautgewebe durch Teilung von Epidermiszellen mehrschichtig geworden ist, oder ob die epidermalen Zellschichten ontogenetisch dem Grundgewebe angehören. Pfitzer[1]) will nur die letzteren mit Hypoderma bezeichnen, die andern als mehrschichtige Oberhaut. Jedenfalls liefern beide Entstehungsarten dasselbe Bild und scheinen auch dieselbe Aufgabe zu haben. Tschirch[2]) meint, daß die mehrschichtige Epidermis weniger eine Anpassung an Trockenheit zu sein scheint, als vielmehr in Beziehung zum Licht steht, da man sie sowohl bei tropischen Pflanzen, die reichlich Wasserzufuhr erhalten, findet (Palmen, Pandanen, Ficus) als auch bei einer Reihe von Gewächsen, die auch in trockenen Klimata ausdauern können (Dryandra, Nerium). Derselben Ansicht ist Stahl,[3]) wenn er sagt: „In Blättern bei Ilex aquifolium, die sich bei vollem Lichtgenuß entwickelt haben, liegt unter der Epidermis der Blattoberseite eine ununterbrochene Schicht von wasserhellen Hypodermzellen.“ Während bei Ilex diese Hypodermis beim Schattenblatt aber nur streckenweise auftritt, findet sich bei Rhododendron diese mehrschichtige Epidermis durchweg auch beim Schattenblatt und kann sich beim Sonnenblatt sogar noch um eine deutliche weitere Schicht vermehren. Bemerkenswert ist, daß die unter der ersten Epidermisschicht gelegenen Zellen reichlich mit Tüpfeln versehen sind und ebenso wie die beiderseitigen Epidermen Chlorophyll führen, jedoch nicht im gleichen Maße wie die eigentliche Epidermis. Beim Sonnenblatt finden sich auf 1 qmm der Unterseite 278 Stomata, bei Schattenblatt 198. Große Akkomodationsfähigkeit besitzt die Palisadenschicht. Das Schattenblatt erzeugt hier eine Zellage von 28 μ Dicke, nur ganz vereinzelt finden sich noch Palisadenzellen unter der ersten Schicht (Fig. 1); dabei sind die Palisadenzellen verhältnismäßig kurz. Wie stark dagegen das Assimilationsgewebe beim Sonnenblatt entwickelt ist, zeigt Fig. 2, wo drei, vereinzelt sogar vier Palisadenschichten auftreten, mit einer Dicke von 125 μ. Hier ist stellenweise das

[1]) Pfitzer: Beitrag zur Kenntnis der Hautgewebe der Pflanzen. Pringsh. Jahrb. 1872, Bd. VIII.

[2]) Tschirch: Über einige Beziehungen des anatomischen Baues der Assimilationsorgane . . . Linnaea 1881, Bd. 43.

[3]) Stahl: Über den Einfluß des sonnigen und schattigen Standortes. . . . Jen. Zeitschr. f. Nat. 1882. Bd. IX

Palisadenparenchym weniger dicht gefügt, so daß größere Interzellularen gebildet werden. Nicht so große Differenzen weist das Schwammparenchym auf. Es erreicht beim Sonnenblatt eine

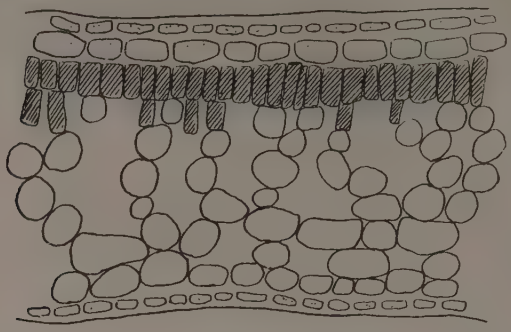

Fig. 1. 188/1. Rhododendron hirsutum. Schatten.

Dicke von 156 μ, beim Schattenblatt von 140 μ; somit stellt sich der Mesophyllquotient (das Verhältnis von Palisaden- zu Schwamm-

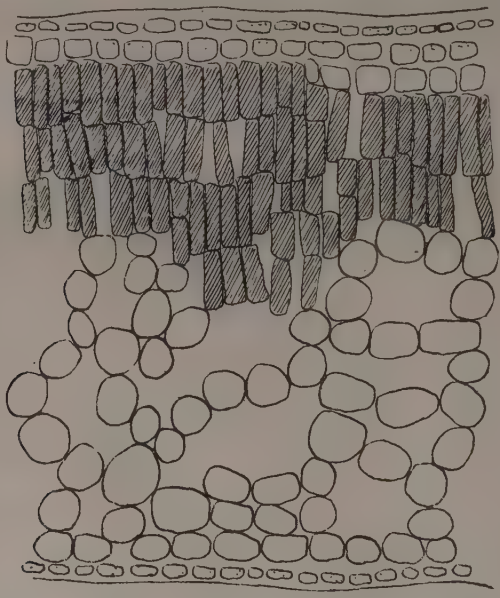

Fig. 2. 188/1. Rhododendron hirsutum. Sonne.

parenchym) auf 0,80 bezw. auf 0,20. Die Zellen des Schwammparenchyms sind wenig ausgebildete Sternzellen, die beim Schattenblatt größer sind als beim Sonnenblatt und größere Interzellularen

zwischen sich lassen. Die ganze Blattdicke beträgt 367 μ bezw. 250 μ.

Bei Rhododendron ist die Plastizität des Assimilationsgewebes besonders groß, das Palisadengewebe reagiert genau auf die Lichtintensität, wie die folgenden Untersuchungen zeigen. Es wurden von ein und demselben Sonnentrieb die von der Basis zur Spitze fortschreitend übereinanderstehenden Blätter untersucht. Der besseren Übersicht halber mögen die Blätter von unten nach oben fortschreitend mit a, b, c bezeichnet werden. Ihre ganze Blattdicke beläuft sich auf 282 μ bezw. 289 μ bezw. 345 μ. Diese Steigerung entfällt in der Hauptsache auf das Mesophyll. Die Palisadenschicht wird bei Blatt a 72 μ stark, es werden zwei Zellagen ausgebildet, ganz vereinzelt treten noch Palisaden in der 3. Schicht auf. Blatt b hat dieselbe Anzahl von Zellschichten, doch sind die einzelnen Palisaden schon bedeutend mehr in die Länge gestreckt, so daß hier eine Dicke von 84 μ erreicht wird. Noch größer wird der Zuwachs bei Blatt c, wo drei dichtgedrängte Schichten mit einer Dicke von 122 μ auftreten. Auch das Schwammparenchym nimmt, je höher das Blatt steht, desto mehr an Ausdehnung zu; es erreicht bei Blatt a 136 μ, bei Blatt b 157 μ, bei Blatt c 170 μ. Der Mesophyllquotient beläuft sich auf 0,52 bezw. 0,53 bezw. 0,71; die Anzahl der Stomata auf 320 bei Blatt a und b, auf 352 bei Blatt c. Bezüglich der andern Punkte, wie Anzahl der Epidermiszellen, Dicke der Epidermisaußenwand treten weniger sich steigernde Differenzen auf. Bei allen drei Blättern beträgt die Anzahl der Epidermiszellen auf der Oberseite auf 1 mm 44, auf der Unterseite bei Blatt a 52, bei Blatt b 58, bei Blatt c 49. Die Dicke der ganzen Epidermisaußenwand auf der Oberseite ist 9 μ bei Blatt a und b, 11 μ bei Blatt c; auf der Unterseite 4 μ bei Blatt a, 5 μ bei Blatt b und c. Somit bestätigen diese Ergebnisse voll und ganz die Behauptung von Nordhausen,[1]) „daß von der Basis nach der Spitze eines Sprosses fortschreitend dessen Blätter gesetzmäßigen Veränderungen der Struktur unterworfen sind, und daß die ersten Blätter jedes Sprosses selbst bei heller Beleuchtung mehr oder minder den Stempel des Schattenblattes tragen".

[1]) Nordhausen: Über Sonnen- und Schattenblätter. II. Mitteilung. Ber. d. dtsch. bot. Ges. 1912, Bd. XXX.

Es wurde weiter noch versucht, junge Triebe von Rhododendron, Buxus und Ledum künstlich zum Austreiben zu bringen. Am 12. Januar wurden frisch gepflückte Triebe von Freilandexemplaren der genannten Pflanzen in Wasser gestellt und im Warmhaus den gleichen Beleuchtungs- und Luftfeuchtigkeitsbedingungen ausgesetzt. Der Versuch hatte nur bei Rhododendron Erfolg, und zwar trieben die Sonnensprosse etwa drei Wochen früher als die Schattensprosse. Dagegen hat Nordhausen[1]) bei seinen Austreibungsversuchen mit der Buche die entgegengesetzte Reihenfolge beobachten können, wie er denn auch darauf hinweist, daß im Freien bei mehreren Bäumen die Schattensprosse früher austreiben als die Sonnensprosse derselben Pflanze. Er hält es für möglich, „daß als Ursache die geschützte Lage der Schattensprosse und die dementsprechend höhere Durchschnittstemperatur während der kalten Jahreszeit in Betracht kommt; während allerdings die Knospen aus der Peripherie der Baumkrone größeren Temperaturextremen mithin am Tage nicht selten infolge der Sonnenbestrahlung relativ höheren Temperaturgraden ausgesetzt sind". Diese Ansicht verträgt sich bei näherer Betrachtung ganz gut mit der Erscheinung, daß bei Rhododendron die Schattensprosse zuletzt trieben, denn diese Sprosse waren der Peripherie der Nordseite entnommen, sie hatten somit vor den Sonnentrieben keinen Schutz voraus gehabt. Bei der Untersuchung dieser künstlich getriebenen Sprosse konnte festgestellt werden, daß sonderbarerweise das Schattenblatt in der Gesamtdicke um 17 μ das Sonnenblatt übertrifft. Der Unterschied wird durch die mächtigere Entwicklung des Schwammparenchyms hervorgerufen, denn während dieses beim Sonnenblatt nur 82 μ dick ist, erreicht es beim Schattenblatt 123 μ. Was die Palisadenschicht anbetrifft, so ist diese wie gewöhnlich beim Sonnenblatt dicker, und zwar 32 μ bei 2 Lagen, gegen 18 μ bei einer Lage im Schattenblatt, der Mesophyllquotient beträgt 0,39 bezw. 0,14. Die Außenwand der Epidermis ist noch sehr zart und dünn, auf der Oberseite 3 μ bei beiden Blattarten, auf der Unterseite 2 μ. Die Anzahl der Epidermiszellen beläuft sich auf der Oberseite beim Sonnenblatt auf 70, beim Schattenblatt auf 62; auf der

[1]) Nordhausen: Über Sonnen- und Schattenblätter. I. Mitteilungen. Ber. der deutsch. bot. Ges. 1903. Bd. XXI.

Unterseite auf 65 bezw. 66. Im Schwammparenchym zeigen die Zellen noch nicht die Sternform des ausgewachsenen Blattes, trotzdem übertreffen die Zellen des Schattenblattes diejenigen des Sonnenblattes schon an Größe. Sehr scharf hebt sich bei beiden Blättern auch hier schon die mehrschichtige Epidermis ab; ebenso sind schon Kalziumoxalatkristalle entwickelt. Der Austreibungsversuch zeigt die Nachwirkungserscheinungen des vorhergegangenen Sommers, denn die noch fest in der Knospe verschlossenen Blätter waren denselben Beleuchtungsverhältnissen ausgesetzt.

Wie bekannt, weichen die Primärblätter bei vielen Pflanzen erheblich von den später folgenden Blättern ab, sowohl morphologisch wie auch anatomisch. Nach den Untersuchungen von Schramm[1]) zeigt das Primärblatt in vielen Punkten eine mehr oder weniger weitgehende Übereinstimmung in der anatomischen Struktur mit dem Schattenblatt. Auch Goebel[2]) betrachtet die primären Rundblätter von Campanula rotundifolia gewissermaßen als Schattenblätter, die er experimentell durch genügende Verminderung der Beleuchtung erneut zum Auftreten hat bringen können und zwar an Blütenschäften, die für gewöhnlich nur Langblätter tragen. Auch bei Rhododendron zeigen die Primärblätter Schattenblattmerkmale. Sie sind primitiver ausgebildet als die Folgeblätter; so fehlt ihnen zum Beispiel die mehrschichtige Epidermis. Die Blattform weicht vollkommen von der gewöhnlichen ab, die Blätter sind klein, fast herzförmig und am Rande in gleichmäßigen Abständen mit mehrzelligen köpfchenartigen Haaren besetzt. Die zarten Blätter werden auf der Ober- und Unterseite durch eine mit sehr welligen Rändern versehene Epidermis geschützt, was ein häufig vorkommendes Schattenblattmerkmal ist. Nachdem die Sämlinge pikiert waren, wurde ein Teil von ihnen beschattet, was auch von Einfluß auf die Ausbildung des Mesophylls war. Der Schattensämling zeigt eine Blattdicke von 97 μ, der Sonnensämling von 125 μ. Bei ersterem wird die Palisadenschicht 31 μ dick (Fig. 3), bei letzterem 35 μ

[1]) Schramm: Über die anatomische Jugendform der Blätter . . . Flora 1912, N. F. IV.

[2]) Goebel: Abhängigkeit der Blattform von Camp. rot. von der Lichtint. Flora 1896, Bd. 82.

(Fig. 4). In beiden Blättern kommt nur eine Schicht von Palisadenzellen zur Entwicklung. Während bei den Folgeblättern die Palisaden im Querschnitt rechteckig erscheinen und dicht gedrängt stehen, sind sie hier trichterförmig, sehr locker angeordnet und

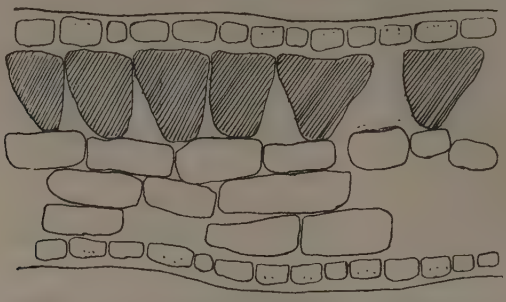

Fig. 3. 188/1. Rhododendron hirsutum. Sämling. Schatten.

mit großen Chlorophyllkörnern vollgepropft. Eine deutliche Differenzierung weist das Schwammparenchym auf. Beim Sonnensämling wird es 61 μ dick, beim Schattensämling 38 μ; der Mesophyllquotient ist somit 0,50 bezw. 0,81. Die Epidermisaußenwand beläuft sich in allen Fällen auf 2 μ. Sonstige Unter-

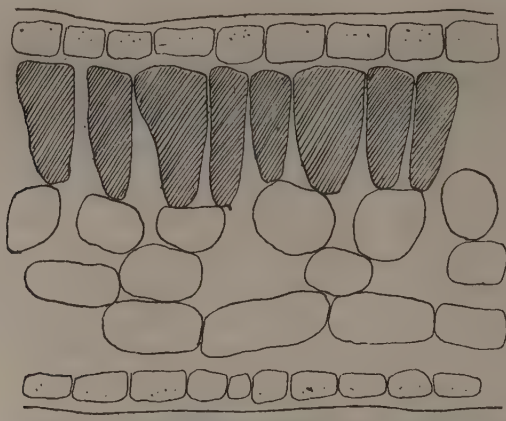

Fig. 4. 188/1. Rhododendron hirsutum. Sämling. Sonne.

schiede zwischen Sonnen- und Schattensämlingen konnten nicht festgestellt werden. Wie auf dem Blattquerschnitt die großen rechteckigen Schwammparenchymzellen schon vermuten lassen, sind hier scharf ausgeprägte Sternzellen zu finden, die viel deutlicher als im Folgeblatt ausgebildet sind, so daß ein wohl durch-

lüftetes Schwammparenchym zustande kommt. Von einer numerischen Angabe der Stomata wurde abgesehen, weil dieselben zu unregelmäßig über das Blatt verteilt sind, sie treten in der Nähe der Blattbasis und des Randes häufiger auf als in der Mitte. Auf der Oberseite weist das Primärblatt auch vereinzelte Stomata auf, was sich durch die lockere Anordnung der Palisaden erklären läßt. Auffallend ist, daß beim Sämling der Mesophyllquotient des Schattenblattes größer ist als der des Sonnenblattes, während bei allen anderen Blättern das Verhältnis sich umkehrt. Bei drei Wochen älteren Sämlingen war dieselbe Erscheinung zu konstatieren, nur war die Differenz zwischen beiden Quotienten etwas kleiner geworden.

Einen übersichtlicheren zahlenmäßigen Vergleich zwischen den Sonnen- und Schattenblättern mögen die folgenden Tabellen liefern, ebenso möge die Tafel am Schluß dazu dienen, durch die graphische Darstellung des Palisaden- und Schwammparenchyms einen Überblick über die Verteilung dieser Gewebe im Mesophyll zu gewähren, indem ersteres Gewebe durch die ausgezogenen, letzteres durch die punktierten Linien dargestellt wird.

Tabelle I. Rhododendron: Sonnen- und Schattenblätter.

	Blattdicke	Palisaden-parenchym	Schwamm-parenchym	Mesophyll-quotient	Palisaden-lagen	Stomata	Zahl der Epidermiszellen, Oberseite	Zahl der Epidermiszellen, Unterseite	Dicke der Epidermisaußenwand, Obers.	Dicke der Epidermisaußenwand, Unters.
Sonne	367	125	156	0,80	3	278	48	56	8	4
Schatten	250	28	140	0,20	1	198	36	51	6	4

Tabelle II. Rhododendron: Blatt a, b, c.

	Blattdicke	Palisaden-parenchym	Schwamm-parenchym	Mesophyll-quotient	Palisaden-lagen	Stomata	Zahl der Epidermiszellen, Oberseite	Zahl der Epidermiszellen, Unterseite	Dicke der Epidermisaußenwand, Obers.	Dicke der Epidermisaußenwand, Unters.
Blatt c	345	122	170	0,71	3	352	44	49	11	5
Blatt b	289	84	157	0,53	2	320	44	58	9	5
Blatt a	282	72	136	0,52	2	320	44	52	9	4

Tabelle III. Rhododendron: junger Trieb.

	Blattdicke	Palisadenparenchym	Schwammparenchym	Mesophyllquotient	Palisadenlagen	Zahl der Epidermiszellen, Oberseite	Zahl der Epidermiszellen, Unterseite	Dicke der Epidermisaußenwand, Obers.	Dicke der Epidermisaußenwand, Unters.
Sonne	166	32	82	0,39	2	70	65	3	2
Schatten	183	18	123	0,14	1	62	66	3	2

Tabelle IV. Rhododendron: Sämling.

	Blattdicke	Palisadenparenchym	Schwammparenchym	Mesophyllquotient	Palisadenlagen	Zahl der Epidermiszellen, Oberseite	Zahl der Epidermiszellen, Unterseite	Dicke der Epidermisaußenwand, Obers.	Dicke der Epidermisaußenwand, Unters.
Sonne	125	35	61	0,50	1	60	61	2	2
Schatten	97	31	38	0,81	1	59	61	2	2

2. Mahonia aquifolia.

Auch bei Mahonia aquifolia ist der Unterschied zwischen Sonnen- und Schattenblättern scharf ausgeprägt. Schon äußerlich wird ersteres von letzterem an Größe bedeutend übertroffen, wird aber dafür um 85 μ dicker. Die Epidermisränder sind beim Schattenblatt auffallend stark gewellt, weniger dagegen beim Sonnenblatt, während hier die Epidermiswände dicker sind. Letztere zeigen überall eine leichte Tüpfelung. Die Zellwandwellung bezweckt ja eine größere mechanische Festigkeit des Blattes, da nun die Schattenblätter gewöhnlich dünner sind, so kommt auch meistens dieses Festigungsprinzip bei ihnen stärker zum Ausdruck. Auf der Blattoberseite sind die Epidermisränder weniger gewellt. Dies ist mechanisch so zu erklären, daß hier meist eine stärkere Kutikula ausgebildet wird, die die Aufgabe der Festigung und des Schutzes erfüllt. Nach Areshougs Untersuchungen findet sich die stärkere Zellwandwellung auf der Blattunterseite besonders da ausgeprägt, wo das angrenzende Mesophyll in hohem Grade lakunös ist. Diese Behauptung stimmt mit dem Befund des Mesophylls bei Mahonia überein.

Wie Fig. 5 und 6 zeigen, sind beim Schattenblatt die Epidermiszellen etwas kleiner, was in der Zahl der Zellen so zum Aus-

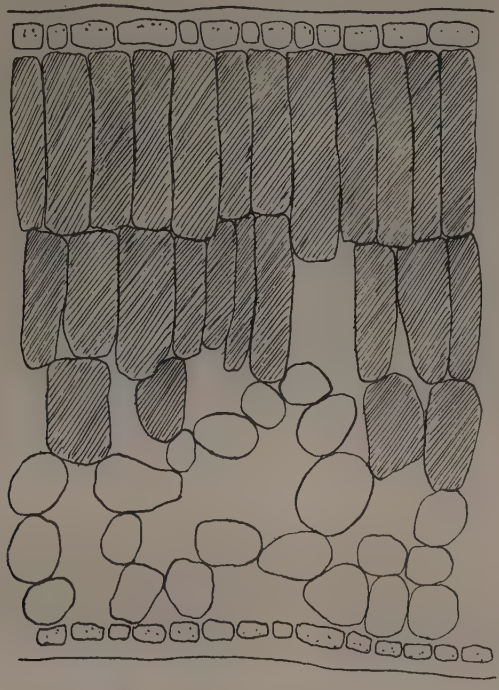

Fig. 5. 293/1. Mahonia aquifolia. Sonne.

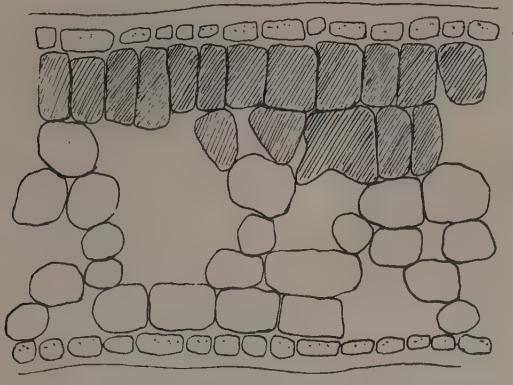

Fig. 6. 293/1. Mahonia aquifolia. Schatten.

druck kommt, daß bei diesem Blatt auf der Oberseite 66 auf 1 mm entfallen, auf der Unterseite 72; beim Sonnenblatt 57

bezw. 58. Die Dicke der Epidermisaußenwand ist bei beiden Blattarten fast gleich, nämlich 6 μ auf der Oberseite; auf der Unterseite stehen den 4 μ des Sonnenblattes 3 μ des Schattenblattes gegenüber. Stets führen die Epidermen auf beiden Seiten des Blattes Chlorophyll, und zwar sind die Chlorophyllkörner im wandständigen Plasma eingebettet. Schon Stöhr[1]) zeigt, daß die Behauptung von Treviranus, die Landphanerogamen führten kein Chlorophyll in der Epidermis, nicht überall zutrifft. Stöhr fand, daß bei den meisten Pflanzen, insofern sie überhaupt Chlorophyll in den Epidermen aufweisen, dies auf der Unterseite zu finden war. Bei 12 Arten fand er es auf Ober- und Unterseite zugleich, — gibt diese aber nicht näher an — nie dagegen allein auf der Oberseite. Die Stomata liegen etwas eingesenkt, ihre Zahl beläuft sich beim Sonnenblatt auf 396, beim Schattenblatt auf 332. Die größten Unterschiede zeigen sich im Mesophyll. Während beim Sonnenblatt 2 bis 3 Schichten lang gestreckter Palisadenzellen in einer Dicke von 108 μ vorhanden sind (Fig. 5), weist das Schattenblatt deren nur eine, selten zwei Lagen auf mit 32 μ Dicke (Fig. 6). Hier sind die Palisadenzellen im Verhältnis zu ihrer Breite ziemlich kurz, beim Sonnenblatt übertrifft die Palisadenlänge die Breite um das Fünf- bis Sechsfache. Ungefähr gleich stark entwickelt ist das Schwammparenchym, 85 μ gegen 81 μ. Somit beträgt der Mesophyllquotient beim Sonnenblatt 1,27, beim Schattenblatt nur 0,39. Auch in der Gestalt und Größe der Schwammparenchymzellen herrscht fast Übereinstimmung, die Zellen sind Sternzellen, die beim Schattenblatt größere Interzellularen frei lassen als beim Sonnenblatt.

Tabelle V. Mahonia aquifolia.

	Blattdicke	Palisadenparenchym	Schwammparenchym	Mesophyllquotient	Palisadenlagen	Stomata	Zahl der Epidermiszellen, Oberseite	Zahl der Epidermiszellen, Unterseite	Dicke der Epidermisaußenwand, Obers.	Dicke der Epidermisaußenwand, Unters.
Sonne	229	108	85	1,27	2—3	396	57	58	6	4
Schatten	144	32	81	0,39	1—2	332	66	72	6	3

[1]) Stöhr: Über das Vorkommen von Chlorophyll in der Epidermis der Phanerogamen-Laubblätter. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. zu Wien. Bd. 79, Abt. I, 1879.

3. Andromeda japonica.

Schon in der Blattform ist hier beim Sonnen- und Schattenblatt ein Unterschied wahrzunehmen, bei gleicher Länge übertrifft das letztere das erstere an Breite. Geringe Differenzen bieten die Epidermen; von den glattrandigen Epidermiszellen der Oberseite gehen beim Sonnenblatt 56 auf 1 mm, das Schattenblatt weist hier gewellte Zellwände auf und steht in der Anzahl

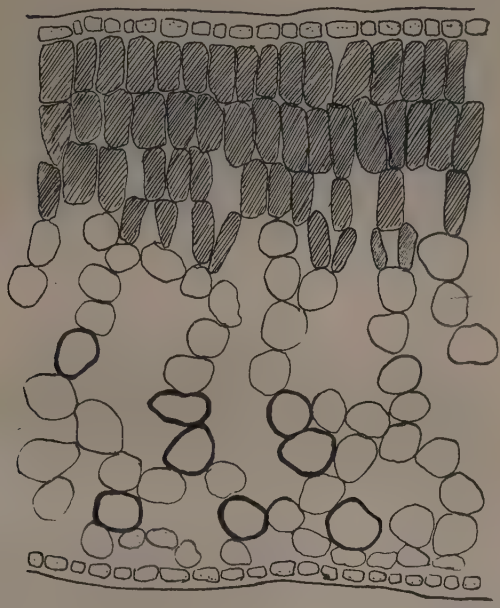

Fig. 7. 188/1. Andromeda japonica. Sonne.

der Zellen dem Sonnenblatt um eine Zelle nach. Auf der Unterseite sind die Zellen etwas kleiner, bei beiden Blattsorten glattrandig, auf 1 mm kommen 68 bezw. 67. Auf beiden Seiten des Blattes führt die Epidermis Chlorophyll. Die Dicke der ganzen Epidermisaußenwand differiert wenig, sie beträgt bei beiden auf der Oberseite 6 μ, auf der Unterseite 4 μ. Groß ist die Zahl der Stomata, die fast kreisrund sind. Beim Sonnenblatt gehen 562 auf 1 mm, beim Schattenblatt 437. Zeigt die Epidermis wenig Verschiedenheiten, so ist der Unterschied beim Mesophyll umso größer. Das Sonnenblatt erreicht im ganzen eine Dicke von 424 μ, das Schattenblatt von 289 μ. Der größte Anteil der

Differenz fällt auf die Palisadenschicht. Beim Sonnenblatt finden sich hier drei bis vier Lagen (Fig. 7), von denen die ersten dicht nebeneinander stehen und von gleichen Dimensionen sind, lockerer und niedriger wird schon die dritte Lage, und bei der vierten trifft man gewöhnlich nur noch zwei bis vier Zellen locker nebeneinander, um zwischen sich schon das Schwammparenchym eindringen zu lassen. Beim Schattenblatt finden sich nur eine bis zwei Palisadenlagen (Fig. 8), von denen die zweite Lage jedoch nur stellenweise auftritt. Auffallend ist noch beim

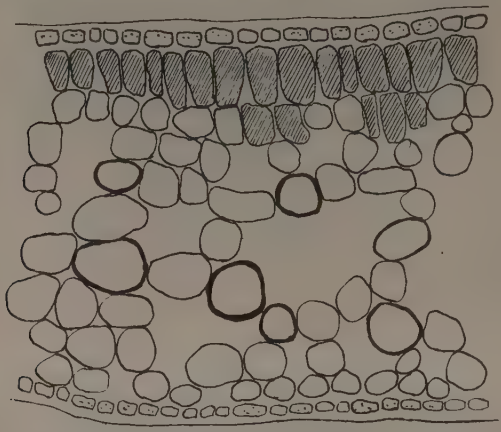

Fig. 8. 188/1. Andromeda japonica. Schatten.

Sonnenblatt, daß in der vierten Palisadenlage je zwei Palisaden sich manchmal einer Schwammparenchymzelle zuneigen, eine Erscheinung, die bei den untersuchten immergrünen Blättern nur sehr selten auftritt. Das assimilierende Gewebe wird beim Sonnenblatt 172 μ dick, beim Schattenblatt 96 μ. Nicht ganz so bedeutend ist der Unterschied im Schwammparenchym. Hier weist das erstere eine Dicke von 210 μ auf, das letztere von 156 μ; der Mesophyllquotient beträgt also 0.81 bezw. 0,61. Eigenartig ist im Schwammparenchym die Zellwandverdickung vereinzelter Zellen. Nach der Angabe von Loebel[1]) soll solche Einrichtung die Festigkeit des Blattes erhöhen. Dies wäre jedoch nur möglich, wenn die verdickten Zellen unter sich in Verbindung ständen, aber obwohl dieses weder auf dem Quer-

[1]) O. Loebel: Anatomie der Laubblätter, vorzüglich der blattgrünführenden Gewebe. Pringsh. Jahrb. 1889, Bd. XX.

schnitt noch im Flächenschnitt konstatiert werden konnte, so schließt das ja noch nicht die Möglichkeit des Zusammenhanges aus, weil die verdickten Zellen in verschiedenen Ebenen liegen können. Die Schwammparenchymzellen zeigen nur leichte Ansätze zu Sternzellen, auch hier sind die des Schattenblattes parallel zur Oberfläche größer als beim Sonnenblatt. Die Interzellularen des ersteren übertreffen die des letzteren manchmal um das Vierfache.

Tabelle VI. Andromeda japonica.

	Blattdicke	Palisaden-parenchym	Schwamm-parenchym	Mesophyll-quotient	Palisaden-lagen	Stomata	Zahl der Epidermiszellen, Oberseite	Zahl der Epidermiszellen, Unterseite	Dicke der Epidermisaußenwand, Obers.	Dicke der Epidermisaußenwand, Unters.
Sonne	424	172	210	0,81	3—4	562	56	68	6	4
Schatten	289	96	156	0,61	1—2	437	55	67	6	4

4. Ilex aquifolium.

Von Ilex aquifolium wurden doppelte Untersuchungen angestellt, einmal an Blättern aus dem hiesigen botanischen Garten und dann an Blättern aus dem Bonner botanischen Garten, weil, wie schon erwähnt, die dortige üppige Ilexhecke große Differenzen zwischen Sonnen- und Schattenblättern vermuten ließ. Die Bonner Blätter übertreffen die hiesigen in fast allen bemerkenswerten Punkten. So ist z. B. das Bonner Sonnenblatt um 82 μ, das Schattenblatt um 24 μ dicker als die betreffenden Blattsorten aus dem hiesigen Garten. Im folgenden soll nur näher auf die Differenzen der Bonner Blätter eingegangen werden. Schon Stahl hat in seiner Arbeit über den Einfluß des sonnigen und schattigen Standortes Ilex aquifolium mit in seine Untersuchungen hineingezogen, ohne jedoch näher auf die Einzelheiten einzugehen oder Abbildungen zu geben. Beim Sonnenblatt erreicht die Epidermisaußenwand eine Dicke von 11 μ auf beiden Seiten, beim Schattenblatt von 8 μ. Ebenso sind auf beiden Seiten die Epidermiswände leicht gewellt, was sich etwas mehr beim Schattenblatt zeigt. Entgegen der gewöhnlichen Erscheinung sind hier die Epidermiszellen des Sonnenblattes größer, es kommen auf der Oberseite

45 auf 1 mm und auf der Unterseite 61, beim Schattenblatt dagegen 50 bezw. 65. Unter der Epidermis der Oberseite liegt noch eine zweite ähnliche Zellschicht, die Stahl Hypodermis nennt. Beim Sonnenblatt begleitet sie die Epidermis ununterbrochen (Fig. 9), tritt dagegen nur streckenweise beim Schatten-

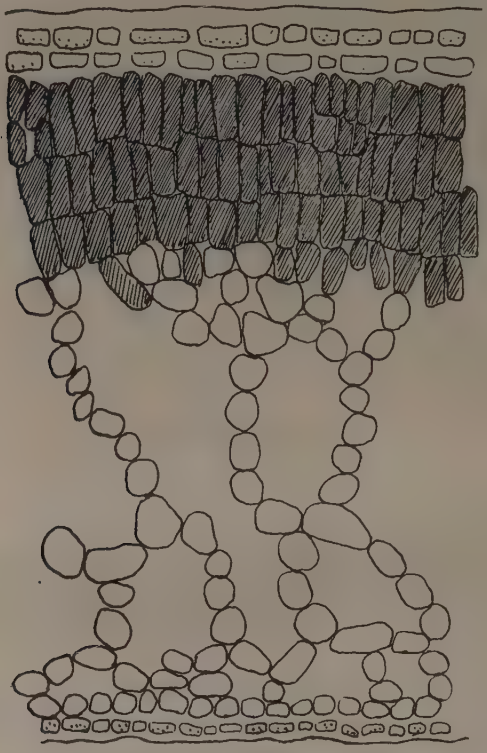

Fig. 9. 188/1. Ilex aquifolium. Sonne.

blatt auf (Fig. 10). Wie auch Stahl bemerkt, ist sie hier nur in der Nähe der Mittelrippe, der stärkeren Nebenrippen und des Blattrandes zu finden. Es kann sogar vorkommen, daß noch eine dritte Epidermisschicht gebildet wird. Diese schützende Verstärkung ist allerdings nur selten gefunden worden. Die Hypodermiszelle übertrifft die der Epidermis an Höhe und Breite. Nach Stahls Angaben setzt sich die Hypodermisschicht an der Grenze in die oberste Palisadenlage fort beim Sonnenblatt, „die erst wasserhellen, dann spärlich chlorophyllführenden Zellen

machen niedrigen Palisadenzellen Platz, so daß es leicht ist, alle Übergänge von der einen Zellform zur andern zu finden. Je nach den Beleuchtungsbedingungen geht also hier aus denselben Meristemzellen Assimilationsparenchym oder Hypoderm hervor.“ Nach diesen Bemerkungen führen demnach die Hypodermiszellen nur beim Schattenblatt und zwar auch da nur an den Übergängen zu den Palisaden Chlorophyll. Diese Einschränkung möchte ich nicht machen, denn ich habe nicht nur beim Schattenblatt auch da Chlorophyll gefunden, wo von einem Übergang zur andern

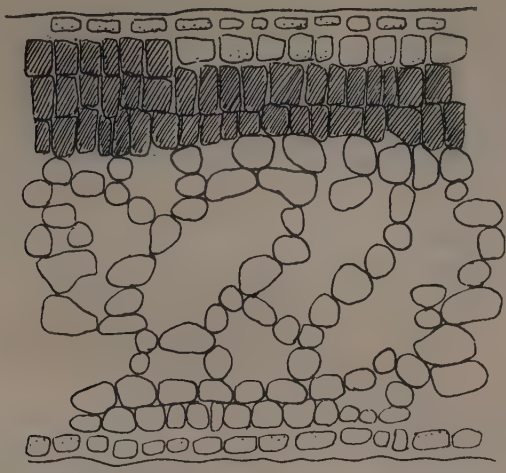

Fig. 10. 188/1. Ilex aquifolium. Schatten.

Zellform nichts zu sehen war, sondern auch in Hypodermiszellen des Sonnenblattes, dort allerdings nicht so reichlich wie im Schattenblatt. Die Epidermiszellen führen auf beiden Seiten des Blattes Chlorophyll. An Stomata weist das Sonnenblatt 152 auf, das Schattenblatt 116. Im Mesophyll treten große Differenzen auf. Die Palisadenschicht des Sonnenblattes entwickelt eine Mächtigkeit von 130 μ und nimmt bis vier Lagen ein (Fig. 9), die letzte Schicht ist allerdings schon aufgelockert und mit Schwammparenchymzellen vermischt. Ilex entwickelt Chlorophyllkörner von auffallender Größe, und da die Palisadenzellen von ihnen vollgepfropft sind, so geht die typische Wandstellung der Chlorophyllkörner hier verloren. Beim Schattenblatt kann das Palisadengewebe bis auf 2 Lagen reduziert werden (Fig. 10), es

erreicht eine Dicke von 60 μ. Im Schwammparenchym treten Sternzellen auf mit meistens drei Fortsätzen im Flächenschnitt. Im Schattenblatt erreicht das Schwammparenchym eine Mächtigkeit von 196 μ gegen 274 μ im Sonnenblatt. Mithin stellt sich der Mesophyllquotient auf 0,30 bezw. 0,47. Bekanntlich verläuft bei Ilex parallel dem Blattrand ein Sklerenchymstrang, der sehr zur Festigung des Blattes beiträgt. Dieser ist beim Sonnenblatt nicht nur in der Dicke, was ja wegen des dickern Sonnenblattes selbstverständlich ist, sondern auch in der Breite stärker entwickelt.

Tabelle VII. Ilex aquifolium.

	Blattdicke	Palisadenparenchym	Schwammparenchym	Mesophyllquotient	Palisadenlagen	Stomata	Zahl der Epidermiszellen, Oberseite	Zahl der Epidermiszellen, Unterseite	Dicke der Epidermisaußenwand, Obers.	Dicke der Epidermisaußenwand, Unters.
Sonne	479	130	274	0,47	3—4	152	45	61	11	11
Schatten	323	60	196	0,30	2	116	50	65	8	8

5. Vinca major.

Stahl hat schon Vinca minor untersucht und fand selbst an sehr schattigen Orten immer noch ein verhältnismäßig kräftig entwickeltes Palisadenparenchym. Nähere Einzelheiten oder Abbildungen gibt er nicht. Es lag deshalb die Vermutung nahe, daß auch Vinca major Sonnen- und Schattenblattmerkmale je nach der Lichtintensität zeigen würde. Die Blätter sind ganz freistehenden Exemplaren entnommen, die als Schattenblätter bezeichneten aus dem Innern des Vincarasens, so daß sie nur von anderen Blättern mehr oder weniger beschattet waren. So ist es auch zu verstehen, daß, abgesehen vom Palisadengewebe, die Unterschiede zwischen Sonnen- und Schattenblättern nur gering sind. Beim Sonnenblatt sind die inneren Epidermiswände etwas vorgewölbt auf der Oberseite des Blattes, dementsprechend sind hier die Epidermiszellen auch dicker als beim Schattenblatt, ebenso sind sie bei ersterem größer, denn hier kommen auf 1 mm auf der Oberseite 18, auf der Unterseite 24 Zellen, beim Schattenblatt dagegen 24 bezw. 32. Die ganze

Dicke der Außenwand beträgt ober- und unterseits beim Sonnenblatt 4 μ, beim Schattenblatt 4 μ bezw. 2 μ. Bei Vinca führt nur die Epidermis der Unterseite Chlorophyll. Im Gegensatz zu den meisten Blättern findet sich hier der Epidermiszellrand beim Sonnenblatt mehr gewellt und zwar auf der Oberseite. Auf der Unterseite ist die Wellung gleich. Stomata kommen nur auf der Unterseite vor und zwar 137 auf 1 qmm beim Sonnenblatt, 131 beim Schattenblatt. Das Schwammparenchym ist ungefähr gleich stark entwickelt: 124 μ in der Sonne, 122 μ im Schatten. Die im Schwammparenchym auftretenden Sternzellen weisen meist vier Fortsätze auf und sind beim Schattenblatt größer. Die Palisadenzellen stehen häufig schräg, kommen beim Sonnenblatt in zwei Lagen vor, von denen die obere doppelt so lang als die untere ist, ihre Dicke beträgt im ganzen 145 μ. Beim Schattenblatt ist in der Regel nur eine Lage vorhanden, selten und dann auch nur in ganz wenigen Zellen vertreten findet sich eine zweite Lage; hier wird die assimilierende Schicht 85 μ dick. Es ergibt sich für den Mesophyllquotienten 1,18 beim Sonnenblatt, 0,68 beim Schattenblatt. Die gesamte Blattdicke jenes ist 325 μ, dieses 262 μ.

Tabelle VIII. Vinca major.

	Blattdicke	Palisadenparenchym	Schwammparenchym	Mesophyllquotient	Palisadenlagen	Stomata	Zahl der Epidermiszellen, Oberseite	Zahl der Epidermiszellen, Unterseite	Dicke der Epidermisaußenwand, Obers.	Dicke der Epidermisaußenwand, Unters.
Sonne	325	145	124	1,18	2	137	18	24	4	4
Schatten	262	85	122	0,68	1 – 2	131	24	32	4	2

6. Kalmia latifolia.

Diese Ericacee weist trotz der Kleinheit des Strauches, dem die Blätter entnommen sind, ziemliche Differenzen je nach der Lichtintensität auf. Die beiderseits reichlich Chlorophyll führende Epidermis ist besonders auf der Oberseite stark kutinisiert, auf der Unterseite auch papillös. Die ganze Epidermisaußenwand erreicht auf beiden Seiten eine Dicke von 9 μ beim Sonnenblatt

und von 8 μ beim Schattenblatt. Im Vergleich zu den Zellen des Schwammparenchyms sind diejenigen der Epidermis auffallend dünnwandig, was auch von den Palisadenzellen gilt. Beim Schattenblatt sind auf der Oberseite die Zellränder welliger als beim Sonnenblatt, bei beiden ist hier Tüpfelung vorhanden. Da die großen Stomata sich sehr regelmäßig über die Unterseite verteilen, so sind auch hier die Zellränder gleichmäßig und schwach gewellt. Das Sonnenblatt trägt 227 Stomata auf 1 qmm,

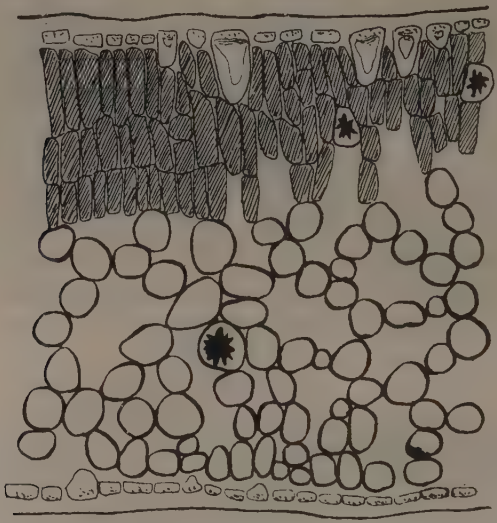

Fig. 11. 188/1. Kalmia latifolia. Sonne.

das Schattenblatt 167. Die Größe der Epidermiszellen ist annähernd gleich, auf der Oberseite kommen je 48, auf der Unterseite je 56 auf 1 mm. Charakteristisch für die Epidermiszellen ist noch die Tendenz zur Verschleimung. Die Zellen werden nach dem Innern hin vorgewölbt und ragen z. T. tief in die Palisadenschicht hinein, häufig erreichen sie sogar eine solche Länge wie die erste Palisadenlage (Fig. 11). Diese Bildung zeigt sich besonders auf der Blattoberseite, auf der Unterseite nur vereinzelt bei Sonnenblättern. Da diese Verschleimung eine Schutzeinrichtung gegen Trockenheit ist, so ist es auch erklärlich, daß sie bei Sonnenblättern häufiger anzutreffen ist. Beim Schattenblatt ist die Palisadenschicht von 60 μ Dicke auf eine bis zwei Zellagen reduziert.

Die Palisadenzellen sind hier auffallend niedrig und klein und treten somit weit hinter die des Schwammparenchyms zurück. (Fig. 12.)

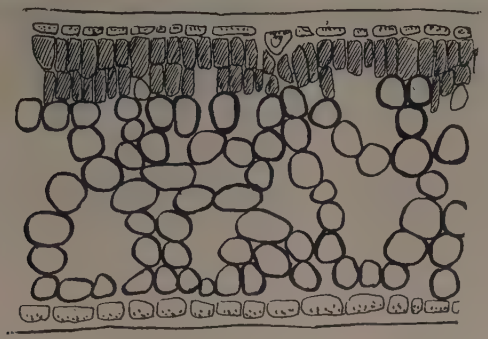

Fig. 12. 188/1. Kalmia latifolia. Schatten.

Besser entwickelt ist das Palisadengewebe beim Sonnenblatt. Hier erreichen die drei vorhandenen Zellagen eine Dicke von

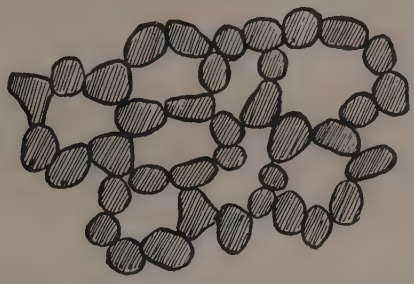

Fig. 13. 188/1. Kalmia latifolia. Schatten.

117 μ, die nur da, wo sich die verschleimten Epidermiszellen vordrängen, etwas aus ihrer regelmäßig geschichteten Lage ver-

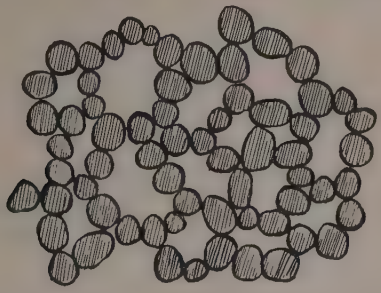

Fig. 14. 188/1. Kalmia latifolia. Sonne.

schoben werden (Fig. 11). Kalziumoxalate finden sich häufig, besonders im Sonnenblatt. Während aber für gewöhnlich diese

Kristalle im Schwammparenchym auftreten, bilden sie sich hier mit Vorliebe im Palisadenparenchym. Gut entwickelt ist bei beiden Blattarten das Schwammparenchym, das beim Sonnenblatt 149 μ, beim Schattenblatt 117 μ dick wird. Somit stellt sich der Mesophyllquotient auf 0,78 bezw. 0,51. Die Dicke des ganzen Blattes beträgt 315 μ bezw. 222 μ. Auffallend dick sind die Zellwände im Schwammparenchym. Hier sind die Zellen fast isodiametrisch, beim Schattenblatt im Flächenschnitt größer als im Sonnenblatt; die Interzellularen sind bei ersterem größer. (Fig. 13 und 14.)

Tabelle IX. Kalmia latifolia.

	Blattdicke	Palisadenparenchym	Schwammparenchym	Mesophyllquotient	Palisadenlagen	Stomata	Zahl der Epidermiszellen, Oberseite	Zahl der Epidermiszellen, Unterseite	Dicke der Epidermisaußenwand, Obers.	Dicke der Epidermisaußenwand, Unters.
Sonne	315	117	149	0,78	3	227	48	56	9	9
Schatten	222	60	117	0,51	1—2	167	48	56	8	8

7. Gaultheria procumbens.

Bei Gaultheria procumbens, einem kleinen, dünnen Strauch, traten außer im Mesophyll nur geringe Differenzen bei Sonnen- und Schattenblättern auf. Die Epidermisaußenwand ist bei beiden gleich stark ausgebildet, auf der Oberseite beläuft sie sich auf 6 μ, auf der Unterseite auf 3 μ. Die Epidermiswände sind auf der Oberseite stark gewellt und zwar durchweg beim Schattenblatt, während sie beim Sonnenblatt stellenweise glattrandig, stellenweise ebenso gewellt sind wie beim Schattenblatt; Übergänge verbinden natürlich diese beiden Extreme. Tüpfel kommen überall in den Epidermiszellen vor; letztere führen auch auf beiden Seiten des Blattes Chlorophyll, auf der Unterseite in größeren Mengen. Eigenartig ist die Lagerung der Chlorophyllkörner, sie nehmen in Zellen mit gewellten Rändern gerade die Ausbuchtungen dort ein. Auf der Oberseite gehen auf 1 mm 42 Epidermiszellen beim Sonnenblatt, 39 beim Schattenblatt; auf der Unterseite 45 bezw. 44. Die Anzahl der Stomata beträgt 358 bezw. 268.

Größere Differenzen treten im Mesophyll auf. In der Sonne wird ein dreischichtiges Palisadenparenchym entwickelt mit einer Mächtigkeit von 113 μ (Fig. 15), dagegen erreichen die zwei

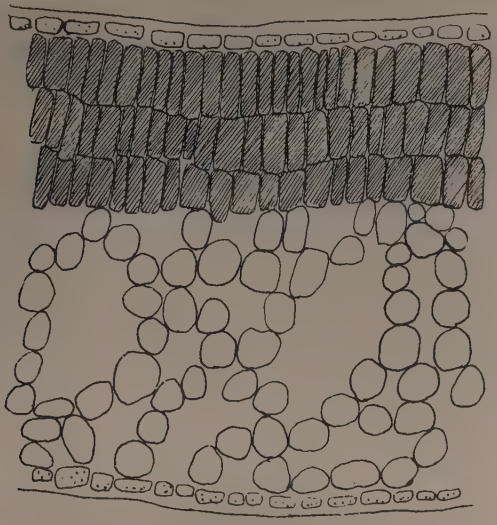

Fig. 15. 188/1. Gaultheria procumbens. Sonne.

Palisadenlagen im Schattenblatt nur 58 μ (Fig. 16). Fast gleich stark ist das Schwammparenchym entwickelt, beim Sonnenblatt

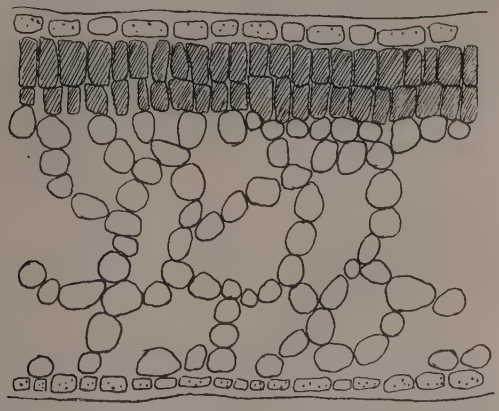

Fig. 16. 188/1. Gaultheria procumbens. Schatten.

184 μ, beim Schattenblatt 172 μ. So bietet die Pflanze einen deutlichen Beleg für die Behauptung, daß in erster Linie das Palisadengewebe unter dem Einfluß des Lichtes steht. Bei der

fast gleich starken Ausbildung des Schwammparenchyms und der großen Differenz des Palisadenparenchyms ist der Mesophyllquotient des Sonnenblattes fast doppelt so groß als beim Schattenblatt, nämlich 0,61 gegen 0,33. Die ganze Blattdicke wird 341 μ bezw. 273 μ. Die Schwammparenchymzellen sind besonders deutlich im Schattenblatt parallel der Blattoberfläche lang gestreckt und bilden hier auch größere Interzellularen.

Tabelle X. Gaultheria procumbens.

	Blattdicke	Palisadenparenchym	Schwammparenchym	Mesophyllquotient	Palisadenlagen	Stomata	Zahl der Epidermiszellen, Oberseite	Zahl der Epidermiszellen, Unterseite	Dicke der Epidermisaußenwand, Obers.	Dicke der Epidermisaußenwand, Unters.
Sonne	341	113	184	0,61	3	358	42	45	6	3
Schatten	273	58	172	0,33	2	268	39	44	6	3

8. Hedera helix.

Über die Sonnen- und Schattenblätter dieser Pflanze finden sich in der Literatur, wie eingangs erwähnt, einige sich widersprechende Angaben. Dieser Umstand veranlaßte eine besonders aufmerksame Untersuchung, welche ergab, daß Hedera helix in der Sonne und im Schatten sich ebenso wie die übrigen immergrünen Pflanzen verhält. Von Epidermiszellen kommen beim Sonnenblatt auf der Oberseite auf 1 mm 57, auf der Unterseite 68; beim Schattenblatt 55 bezw. 70. Sie führen auf beiden Seiten des Blattes Spuren von Chlorophyll. Die Zellwände sind leicht gewellt, deutlicher beim Schattenblatt; auf der Unterseite zeigt sich etwas Wellung nur da, wo die Stomata stellenweise nicht so nahe zusammenstehen wie durchweg. An Zahl der Stomata weist das Sonnenblatt 170 auf, das Schattenblatt 138. Die Epidermisaußenwand ist auf der Oberseite bei jenem 7 μ dick, auf der Unterseite 5 μ; bei diesem 5 μ bezw. 4 μ. Das ganze Blatt wird 303 μ dick, bezw. 211 μ. Entgegen den Angaben von Mathuse[1]) konnte beim Palisadenparenchym in der Sonne und

[1]) Mathuse: Über abnormes sekundäres Wachstum von Laubblättern. Berliner Diss. 1906.

im Schatten ein deutlicher Unterschied konstatiert werden. Das Sonnenblatt entwickelt deutlich drei Palisadenlagen in einer Dicke von 89 μ, das Schattenblatt dagegen weist nur zwei Lagen assimilierenden Gewebes auf von 40 μ Dicke. Die typische Palisadenform ist hier sogar schon fast verloren gegangen, immerhin bleiben die Zellen aber noch eckig und unterscheiden sich somit abgesehen von dem größeren Chlorophyllgehalt auch in der Form von den Schwammparenchymzellen, so daß ich doch der Beschreibung Picks[1]) nicht beipflichten möchte, wenn er die Zellen des assimilierenden Gewebes von Hedera als „rundlich oder parallel der Blattoberfläche etwas gestreckt" angibt. In seiner Zeichnung vom Schattenblatt ist in der Zellform zwischen Palisaden- und Schwammparenchym kein Unterschied zu konstatieren, auch nicht in ihrer Größe, höchstens daß eben, wie er angibt, die Palisadenzellen parallel der Blattoberfläche gestreckt sind, aber das auch nur in verschwindendem Maße. So darf den immergrünen Blättern eine große Plastizität des Palisadengewebes doch nicht abgesprochen werden, wie Haberlandt es tut. Die Dicke des Schwammparenchyms beläuft sich beim Sonnenblatt auf 165 μ, beim Schattenblatt auf 126 μ; der Mesophyllquotient beträgt 0,53 bezw. 0,32. In beiden Blättern ist das Schwammparenchym sehr lakunös. Es treten Sternzellen mit meist drei langen Fortsätzen auf. Es sei noch erwähnt, daß die auftretenden Kalziumoxalatkristalle häufiger im Sonnenblatt sind.

Tabelle XI. Hedera helix.

	Blattdicke	Palisadenparenchym	Schwammparenchym	Mesophyllquotient	Palisadenlagen	Stomata	Zahl der Epidermiszellen, Oberseite	Zahl der Epidermiszellen, Unterseite	Dicke der Epidermisaußenwand, Obers.	Dicke der Epidermisaußenwand, Unters.
Sonne	303	89	165	0,53	3	170	57	68	7	5
Schatten	211	40	126	0,32	(2)*	138	55	70	5	4

*) Diese 2 Lagen des Assimilationsgewebes haben schon ganz die Gestalt der typischen Palisadenzellen verloren.

[1]) Pick: Einfluß des Lichtes auf das Assimilationsgewebe. Botan. Zentralblatt. 1882. Bd. XI.

9. Buxus sempervirens.

Nach Haberlandt soll bei Buxus sempervirens zwischen Sonnen- und Schattenblättern kein Unterschied zu finden sein, doch ich habe sogar einen ziemlich beträchtlichen konstatieren können. Schon in der Blattdicke übertrifft das Sonnenblatt um

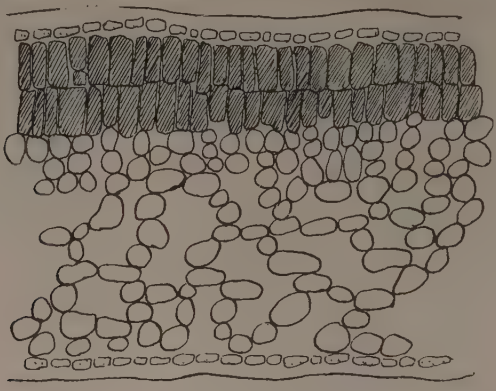

Fig. 17. 188/1. Buxus sempervirens. Sonne.

114 μ das Schattenblatt. Die Epidermiswände sind verhältnismäßig zart und glattrandig, dagegen ist die Epidermisaußenwand beim Sonnenblatt auffallend dick und zwar 10 μ auf der Oberseite, 7 μ auf der Unterseite, gegen beiderseits 2 μ beim Schatten-

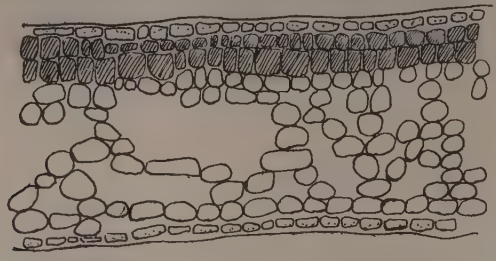

Fig. 18. 188/1. Buxus sempervirens. Schatten.

blatt. Kleine Variationen kommen in der Anzahl der Epidermiszellen vor, das Sonnenblatt hat auf der Oberseite 49 auf 1 mm und 52 auf der Unterseite, das Schattenblatt 52 bezw. 55. Die fast kreisrunden Stomata betragen in der Anzahl 237 bezw. 229. Bei beiden Blattsorten finden sich zwei Palisadenschichten, beim Sonnenblatt von 83 μ Dicke, beim Schattenblatt von 41 μ Dicke. (Fig. 17 und 18.) Doch haben ähnlich wie bei Hedera die assi-

milierenden Zellen beim Schattenblatt ganz die Form der Palisaden verloren, sie sind fast isodiametrisch, stellenweise sogar rund, so daß sie sich von den Schwammparenchymzellen nur durch das festere Gefüge und den größeren Chlorophyllgehalt unterscheiden. Die Epidermiszellen führen beiderseits Chlorophyll, und zwar produziert das Schattenblatt mehr, wie auch hier im ganzen Mesophyll die Chlorophyllkörner größer sind, dagegen weist das Sonnenblatt dickere Zellwände auf. Am bedeutendsten ist die Differenz im Schwammparenchym, beim Sonnenblatt von 122 μ Dicke, beim Schattenblatt 72 μ. Als Mesophyllquotient ergibt sich 0,68 bezw. 0,56. Auch hier ist das Schattenblatt wieder lakunöser. Bei Buxus sieht man deutlich, daß die Sternzellen nur parallel der Blattoberfläche ihre Fortsätze aussenden, denn während sie im Querschnitt mehr oder weniger rund erscheinen, bieten sie im Flächenschnitt die typische Sternzellenform dar. Ähnlich wie bei Ilex aquifolium wird der Blattrand zur Erhöhung der Festigkeit von einem längsverlaufenden Sklerenchymstrang begleitet. Der Blattrand ist nach der Unterseite hin umgebogen, beim Sonnenblatt in stärkerem Maße.

Tabelle XII. Buxus sempervirens.

	Blattdicke	Palisadenparenchym	Schwammparenchym	Mesophyllquotient	Palisadenlagen	Stomata	Zahl der Epidermiszellen, Oberseite	Zahl der Epidermiszellen, Unterseite	Dicke der Epidermisaußenwand, Obers.	Dicke der Epidermisaußenwand, Unters.
Sonne	253	83	122	0,68	2	237	49	52	10	7
Schatten	139	41	72	0,56	(2)	229	52	55	2	2

10. Laurus nobilis.

In seinen Untersuchungen über das immergrüne Blatt der Mediterranflora erwähnt Guttenberg[1]) auch Laurus nobilis. Er hebt hervor, daß die Epidermis der Unterseite dickere Außenwände besäße als die der Oberseite; Sonnen- und Schattenblattdifferenzen berücksichtigt er nicht. Diese Befunde kann ich nicht

[1]) Guttenberg: Anat. physiol. Untersuchungen . . . Englers bot. Jahrb. 1907, Bd. 38,

bestätigen. Für die Außenwand der Epidermisoberseite konnte beim Sonnenblatt eine Dicke von 8 μ konstatiert werden, für das Schattenblatt 7 μ, für die Unterseite dagegen in beiden Fällen 6 μ. Auch die Anzahl der Epidermiszellen ist gleich, 64 auf der Oberseite und 56 auf der Unterseite. Die Seitenwände der Epidermiszellen sind ziemlich dick, sie sind auf der Unterseite beim Schattenblatt bedeutend mehr gewellt als beim Sonnenblatt. Auf beiden Blattseiten führt die Epidermis Chlorophyll, was weder Guttenberg bemerkt, noch sonst meines Wissens in der Literatur erwähnt wird. Die Zahl der Stomata beträgt 307 beim Sonnen-, 224 beim Schattenblatt. Bei ersterem findet sich an einzelnen Stellen auch eine mehrschichtige Epidermis, die jedoch nur auf kurze Strecken beschränkt ist. Die ganze Blattdicke beläuft sich auf 232 μ bezw. 190 μ. Die Dickendifferenz ist im Palisadengewebe 26 μ, im Schwammparenchym 16 μ, als Mesophyllquotient ergibt sich 1,17 bezw. 1,0. In beiden Fällen treten zwei Lagen von Palisaden auf. Selbst Guttenberg, dessen Material doch sicher einer stärkeren Insolation ausgesetzt war, hat nie mehr als zwei Lagen feststellen können. Typisch ist für Laurus das Auftreten vieler Ölbehälter. Zwar gibt Guttenberg in der erwähnten Arbeit an, daß diese meist an der Grenze von Palisaden- und Schwammparenchym auftreten, doch habe ich sie ebenso häufig ganz im Schwammparenchym eingebettet gefunden, manchmal sogar unter der ersten Palisadenschicht. Die Ölbehälter sind kugelig, beim Sonnenblatt von größeren Dimensionen, was deutlich auf den Flächenschnitten zum Ausdruck kommt. Eigentliche Sternzellen kommen im Schwammparenchym wenig vor. Guttenberg will beobachtet haben, daß die Zellen gegen die Blattunterseite hin sich oft wieder der Palisadenform nähern; an den hiesigen Blättern konnte das nicht konstatiert werden.

Tabelle XIII. Laurus nobilis.

	Blattdicke	Palisadenparenchym	Schwammparenchym	Mesophyllquotient	Palisadenlagen	Stomata	Zahl der Epidermiszellen, Oberseite	Zahl der Epidermiszellen, Unterseite	Dicke der Epidermisaußenwand, Obers.	Dicke der Epidermisaußenwand, Unters.
Sonne	232	102	87	1,17	2	307	64	56	8	6
Schatten	190	76	71	1,0	2	224	64	56	7	6

11. Asarum europaeum.

Selbst diese typische Schattenpflanze zeigt eine verhältnismäßig große Plastizität des assimilatorischen Gewebes. Die als Schattenblätter bezeichneten Blätter waren nur wie bei Vinca major von einigen andern Blättern überdeckt, trotzdem treten sie doch mit 81 μ Dickendifferenz hinter die Sonnenblätter zurück. Asarum besitzt auffallend große Kerne, die gerade in den Epidermiszellen im Flächenschnitt gut zu sehen sind. Wenig Chlorophyll ist auf beiden Blattseiten vorhanden in den Epidermiszellen, deren Außenwandverdickung beim Sonnenblatt auf der Oberseite 4 μ, auf der Unterseite 3 μ beträgt; beim Schattenblatt beiderseits 3 μ. Auf der Oberseite sind die Epidermiszellen größer als auf der Unterseite, dort kommen auf 1 mm bei beiden Blattarten 26 und hier 36. Ganz vereinzelt treten auch Stomata auf der Oberseite auf; auf der Unterseite finden sich 88 bezw. 87, sie liegen etwas eingesenkt. Beim Sonnenblatt sind 1—2 Palisadenlagen vorhanden mit einer Dicke von 70 μ. Die Breite der Palisaden ist im Verhältnis zu ihrer Länge bedeutend, die zweite Palisadenschicht ist schon nicht mehr kontinuierlich vorhanden. Das Schattenblatt besitzt nur eine Palisadenlage von 46 μ Dicke. Somit zeigt Asarum im Schatten und in der Sonne fast denselben Mesophyllquotienten, nämlich 0,45 bezw. 0,46. Das Schwammparenchym setzt sich aus deutlichen Sternzellen zusammen, die beim Schattenblatt mehr Fortsätze zeigen.[1])

Tabelle XIV. Asarum europaeum.

	Blattdicke	Palisadenparenchym	Schwammparenchym	Mesophyllquotient	Palisadenlagen	Stomata	Zahl der Epidermiszellen, Oberseite	Zahl der Epidermiszellen, Unterseite	Dicke der Epidermisaußenwand, Obers.	Dicke der Epidermisaußenwand, Unters.
Sonne	279	70	150	0,46	1—2	88	26	36	4	3
Schatten	198	46	102	0,45	1	87	26	36	3	3

[1]) Vorliegende Arbeit war schon druckfertig, als mir ein Bericht über Sonnen- und Schattenblätter bei Asarum europaeum von E. Kratzmann, Östr. bot. Zeitschrift 1914, Nr. 5 in die Hände fiel. Ich fand meine Beobachtungen über die Plastizität des Assimilationsgewebes dieser typischen Schattenpflanze bestätigt.

12. Azalea Himodegri.

Diese Pflanze weist auf Ober- und Unterseite zwei Arten von Haaren auf, lange und kurze. Vorzugsweise stehen diese

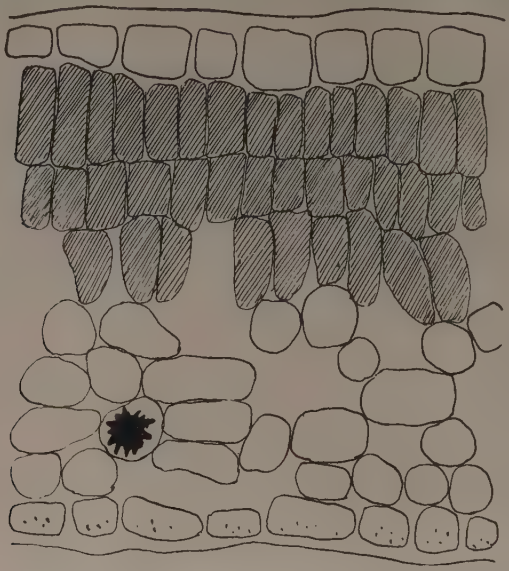

Fig. 19. 293/1. Azalea Himodegri. Sonne.

Haargebilde auf dem Hauptblattnerv der Unterseite, sonst nur zerstreut. Beim Schattenblatt sind auf der Oberseite die langen

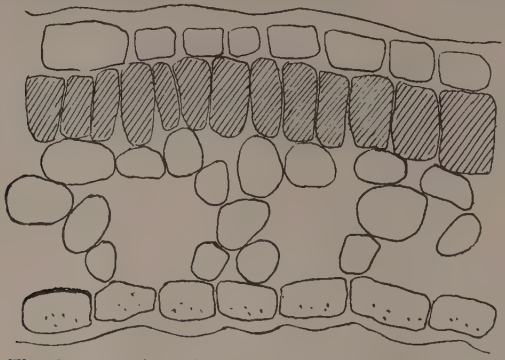

Fig. 20. 293/1. Azalea Himodegri. Schatten.

Haare zahlreicher vertreten, dasselbe Verhältnis findet sich bei der Haarverteilung am Blattrande. Die stark getüpfelten Epidermiswände sind auf der Oberseite beim Sonnenblatt ganzrandig,

etwas gewellt beim Schattenblatt, deutliche Wellung zeigt dessen Unterseite; beim Sonnenblatt sind die Wände auch auf der Unterseite glattrandig. Die Dicke der Epidermisaußenwand ist bei letzterem auf der Oberseite 4 μ, auf der Unterseite 3 μ, bei ersterem 5 μ bezw. 3 μ. An Stomata sind vertreten 188 bezw. 157. Groß sind die einzelnen Epidermiszellen, so daß beim Sonnenblatt auf der Oberseite 36, auf der Unterseite 42 auf 1 mm kommen, beim Schattenblatt 41 bezw. 48. Die Epidermis der Unterseite führt Chlorophyll, wie bei Buxus so führt auch hier das Schattenblatt größere Chlorophyllkörner; auch tritt in dieser Blattart viel Gerbstoff auf, während Kalziumoxalatkristalle sich häufiger beim Sonnenblatt im Schwammparenchym finden. Groß ist die Differenz im Assimilationsgewebe. Drei Lagen Palisaden mit 51 μ Dicke produziert das Sonnenblatt (Fig. 19), eine 28 μ dicke Lage das Schattenblatt (Fig. 20). Das Schwammparenchym wird bei ersterem 81 μ dick, bei letzterem 65 μ; ihre Mesophyllquotienten verhalten sich wie 0,62 zu 0,43. Die Schwammparenchymzellen sind Sternzellen mit drei Fortsätzen. Berücksichtigt man, daß die Blätter einem kleinen, wenig dichten Strauch entnommen sind, so darf man die Unterschiede zwischen dem 181 μ dicken Sonnenblatt und dem 136 μ dicken Schattenblatt immerhin noch als beträchtlich ansehen.

Tabelle XV. Azalea Himodegri.

	Blattdicke	Palisadenparenchym	Schwammparenchym	Mesophyllquotient	Palisadenlagen	Stomata	Zahl der Epidermiszellen, Oberseite	Zahl der Epidermiszellen, Unterseite	Dicke derEpidermisaußenwand, Obers.	Dicke derEpidermisaußenwand, Unters.
Sonne	181	51	81	0,62	3	188	36	42	4	3
Schatten	136	28	65	0,43	1	157	41	48	5	3

13. Ledum palustre.

Bei dieser Ericacee sind die Ränder der Sonnenblätter so stark nach unten gebogen und das Blatt so gerollt, daß es im Querschnitt die Gestalt einer 3 zeigt, auch neigen diese Blätter dazu, sich mehr oder weniger dem Stengel anzuschmiegen. Die

größeren und bedeutend breiteren Schattenblätter haben eine flache Lamina. Die Gefäßbündel durchsetzen stützenartig die

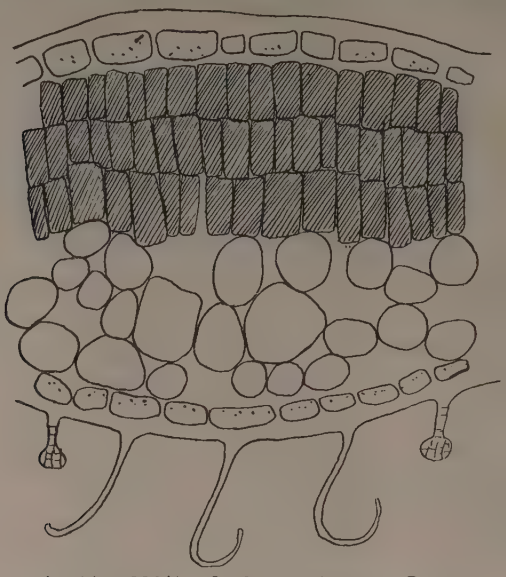

Fig. 21. 293/1. Ledum palustre. Sonne.

ganze Blattspreite und schließen mit inhaltlosen, beim Sonnenblatt größeren Zellen ab. Die Kutikula zieht sich gleichmäßig über die Epidermis hin, nur über den inhaltlosen Zellen über den Gefäß-

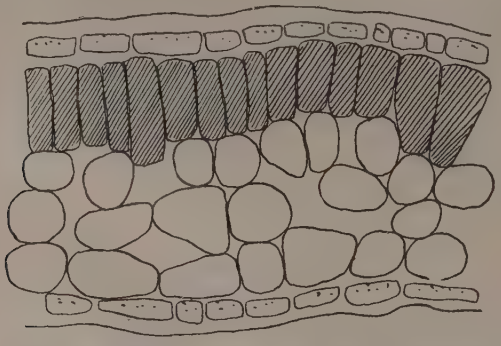

Fig. 22. 293/1. Ledum palustre. Schatten.

bündeln ist sie so stark gewellt, daß sie ein körniges Aussehen erhält, eine Erscheinung, welche auch bei Blättern mit Einrollungsmechanismus

von Tschirch[1]) gefunden ist. Die Seitenwände der Epidermiszellen sind zart; kräftig ausgebildet ist dagegen die ganze Außenwand, die beim Sonnenblatt auf der Oberseite 8 μ, auf der Unterseite 7 μ dick wird, beim Schattenblatt beiderseits 5 μ. Von

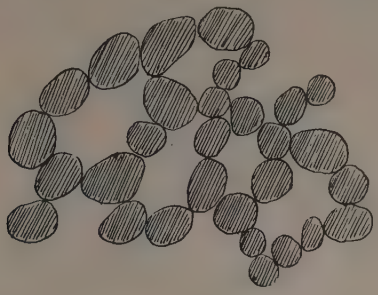

Fig. 23. 293/1. Ledum palustre. Sonne.

Epidermiszellen kommen bei ersterem auf der Oberseite 56 auf 1 mm, auf der Unterseite 72, bei letzterem 54 bezw. 50. Auf beiden Seiten des Blattes führt die Epidermis Chlorophyll, reichlicher auf der Unterseite. Hier treten auch drei Arten von Haargebilden auf: einfache, mehrzellige köpfchenförmige und Schildhaare. Von

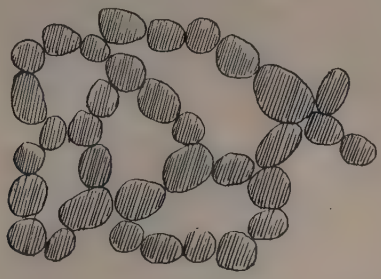

Fig. 24. 293/1. Ledum palustre. Schatten.

allen Sorten entwickelt das Sonnenblatt mehr. Wegen dieser starken Behaarung war ein genaues Zählen der Stomata nicht möglich, weswegen auf eine numerische Angabe verzichtet wurde. Eigenartig ist die Ausgestaltung des Mesophylls. Da die Gefäßbündel beiderseits bis an die Epidermen reichen, so befindet sich das Palisadengewebe nur zwischen je zwei Gefäßbündeln, nach denen hin es an Dicke etwas abnimmt, um gerade in der

[1]) Tschirch: Beiträge zur Anatomie und dem Einrollungsmech. . . . Pringsh. Jahrb. 1882, Bd. XIII.

Mitte zwischen ihnen am mächtigsten zu sein, so daß die einzelnen Palisadenzellen wie die Bausteine bei einem Brückenbogen gerichtet sind. Beim Sonnenblatt ist eine dreifache Palisadenlage von 66 μ vorhanden (Fig. 21), das Schattenblatt hat nur eine langgestreckte Zellage von 43 μ Dicke (Fig. 22). Da das Schwammparenchym bei jenem 68 μ dick wird, bei diesem 66 μ,

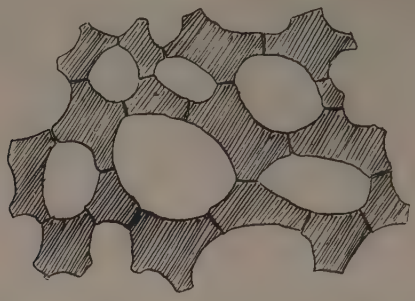

Fig. 25. 293/1. Ledum palustre. Schatten.

so sind die entsprechenden Mesophyllquotienten 0,97 bezw. 0,65. Die ganze Blattdicke beläuft sich auf 182 μ bezw. 151 μ. Das Schwammparenchym weist bei dieser Pflanze eine große Eigentümlichkeit auf, die bei keinem der untersuchten Blätter sonst vorgekommen ist und auch meines Wissens in der Literatur nirgends erwähnt wird. Während nämlich gewöhnlich die Zellen

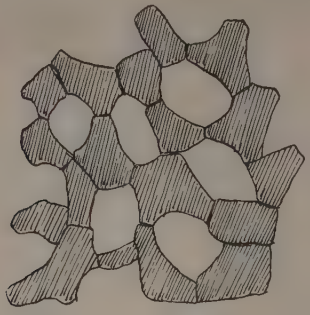

Fig. 26. 293/1. Ledum palustre. Sonne.

des Schwammparenchyms gleichartig geformt sind, finden sich hier zweierlei Zellformen, scharf getrennt in verschiedenen Schichten. Direkt unter der Palisadenschicht liegen mehrere Lagen isodiametrischer Zellen (Fig. 23 und 24), dagegen zeigt die letzte Lage des Schwammparenchyms typische Sternzellen (Fig. 25

und 26). Auch hier ist das Schattenblatt wieder lakunöser. In beiden Blattarten kommen Kalziumoxalatkristalle vor, im Sonnenblatt häufiger.

Tabelle XVI. Ledum palustre.

	Blattdicke	Palisadenparenchym	Schwammparenchym	Mesophyllquotient	Palisadenlagen	Zahl der Epidermiszellen, Oberseite	Zahl der Epidermiszellen, Unterseite	Dicke der Epidermisaußenwand, Obers.	Dicke der Epidermisaußenwand, Unters.
Sonne	182	66	68	0,97	3	56	72	8	7
Schatten	151	43	66	0,65	1	54	50	5	5

14. Andromeda calyculata.

Andromeda calyculata stimmt insofern mit Andromeda japonica überein, als auch hier das Schattenblatt das Sonnenblatt an Breite übertrifft, auch ist bei jenem der Blattrand mehr umgebogen. Häufig legen sich die Sonnenblätter den Stengeln an, so daß sie schräg nach aufwärts gerichtet sind. Die Folge davon ist, daß es hier stellenweise zu einem isolateralen Blattbau kommt. Beide Blattseiten werden von einzelnen Schuppenhaaren bedeckt, jedoch fehlen diese in unmittelbarer Nähe des Blattrandes, ebenso ist auf der Unterseite die Mittelrippe frei von ihnen. Die Schuppenhaare verteilen sich in folgender Weise: auf 1 qmm entfallen auf der Oberseite des Sonnenblattes 6, des Schattenblattes 5; auf der Unterseite 19 bezw. 9, bei ersterem sind sie infolge von Gerbstoffen braun, bei letzterem farblos. Die Stomata stehen in scharf umgrenzten Gruppen zusammen und zwar auf 1 qmm 655 beim Sonnenblatt und 606 beim Schattenblatt. Die zwischen diesen Gruppen verlaufenden Epidermiszellen sind glattrandig und lang gestreckt, weil unter ihnen die reich verzweigten Nerven dahinstreichen. Leicht gewellt ist die Epidermiswand bei beiden Blattarten auf der Oberseite. Ihre Dicke beträgt beim Sonnenblatt 6 μ auf der Oberseite, 5 μ auf der Unterseite; beim Schattenblatt 5 μ bezw. 4 μ. Die Anzahl der Epidermiszellen auf der Oberseite beläuft sich auf 91 bei jenem und 72 bei diesem, auf der Unterseite bei beiden auf 68 auf 1 mm, hier ist auch die

Epidermis papillös verdickt. Auf beiden Seiten des Blattes ist in den Epidermiszellen Chlorophyll zu finden. Interessant ist die Aus-

Fig. 27. 293/1. Andromeda calyculata. Sonne.

bildung des Mesophylls, insofern beim Sonnenblatt häufig auf beiden Seiten Palisaden gebildet werden. Auf der Oberseite

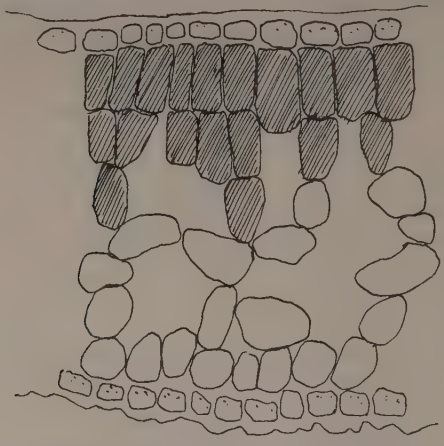

Fig. 28. 293/1. Andromeda calyculata. Schatten.

sind sie natürlich am deutlichsten entwickelt, hier sind sie auch nur gemessen worden. Sie weisen in 3—4 Lagen eine Dicke

von 58 μ auf, in der dritten und vierten Lage treten aber die Palisaden nur vereinzelt auf (Fig. 27). Das Schattenblatt ist wie gewöhnlich gebaut, bifazial mit zwei Palisadenlagen von 44 μ Dicke und mit einer 71 μ dicken Schwammparenchymschicht (Fig. 28). Letztere Schicht erreicht beim Sonnenblatt 97 μ, in ihr finden sich manchmal Palisadenzellen, die von der oberen zur unteren Palisadenschicht überführen. Der Mesophyllquotient ist 0,59 beim Sonnenblatt und 0,62 beim Schattenblatt. Die Zellform des Schwammparenchyms ist fast rund, beim Schattenblatt sind die Zellen größer, ebenso die Interzellularen. Zahlreiche Kalziumoxalatkristalle sind im Sonnenblatt vorhanden.

Tabelle XVII. Andromeda calyculata.

	Blattdicke	Palisadenparenchym	Schwammparenchym	Mesophyllquotient	Palisadenlagen	Stomata	Zahl der Epidermiszellen, Oberseite	Zahl der Epidermiszellen, Unterseite	Dicke der Epidermisaußenwand, Obers.	Dicke der Epidermisaußenwand, Unters.
Sonne	189	58	97	0,59	3—4	655	91	68	6	5
Schatten	146	44	71	0,62	2	606	72	68	5	4

15. Taxus baccata.

Von Taxus baccata wurden ein- und zweijährige Blätter untersucht, und wie zu erwarten war, zeigten die letzteren überall eine stärkere Entwicklung. Wie bekannt, weisen Sonnen- und Schattentriebe schon in der Anordnung der Blätter Unterschiede auf. In der Sonne stehen die Blätter wirr durcheinander am Zweig, im Schatten sind sie regelmäßig zu beiden Seiten des Zweiges und fast in einer Ebene angeordnet, um nach Möglichkeit das Licht auszunutzen. Auch in der Form weichen die beiden Blattarten voneinander ab. Der Rand der Schattenblätter ist nach der Unterseite hin etwas umgebogen, den Sonnenblättern fehlt diese Biegung, auch sind sie etwas kürzer, dafür aber dicker. Das ganze Blatt erreicht eine Dicke von 549 μ (424 μ),[1]) das

[1]) Die in Klammern stehenden Zahlen beziehen sich auf die einjährigen Blätter, die erst genannten auf die zweijährigen.

Schattenblatt nur 348 μ (318 μ). Die Epidermis der Unterseite weist papillöse Vorwölbungen auf, die nach von Trimmel[1]) die Bedeutung einer Lichtspareinrichtung haben sollen. Die Dicke der ganzen Epidermisaußenwand mißt bei dem Sonnenblatt auf der Oberseite 11 μ (10 μ), auf der Unterseite 13 μ (12 μ), beim Schattenblatt 8 μ (7 μ) bezw. 11 μ (10 μ). Von Epidermiszellen kommen auf 1 mm bei ersterem auf der Oberseite 40 (40), auf

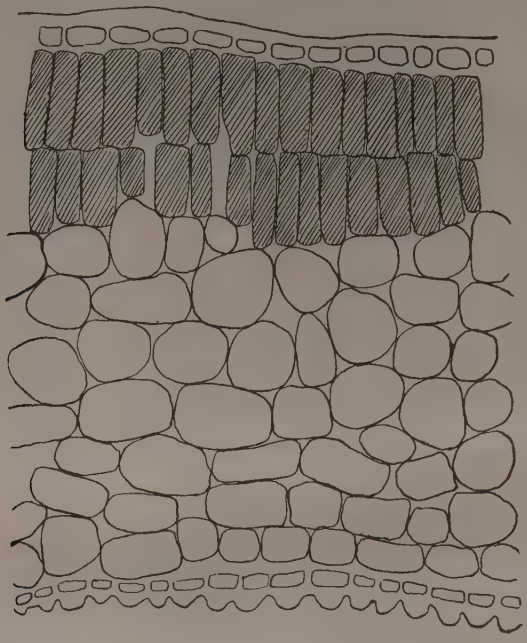

Fig. 29. 188/1. Taxus baccata. Sonne.

der Unterseite 44 (44), bei letzterem 40 (42) bezw. 42 (41). Die Stomata sind in Längsreihen angeordnet und von wellenförmigen Erhebungen der Kutikula umstellt, das Sonnenblatt weist 198 (192) auf, das Schattenblatt 172 (176). Bei dem bilateralen Blatte treten im Mesophyll deutliche Differenzen auf. Das Sonnenblatt entwickelt zwei Palisadenlagen mit 147 μ (109 μ) Dicke (Fig. 29), in der zweiten Lage zeigen sich schon einige Lücken. Im Schatten wird nur eine Palisadenlage ausgebildet, die 57 μ (43 μ) dick wird (Fig. 30). Diese Palisaden sind auch

[1]) v. Trimmel: Die untere Kutikula von Taxus baccata. Öster. bot. Zeitschr. 1911, 1912.

nicht so lang und breit wie die entsprechenden der ersten Lage beim Sonnenblatt. Der Mesophyllquotient beträgt beim Sonnenblatt 0,43 (0,42), beim Schattenblatt 0,23 (0,18). Auffallend große Zellen besitzt das Schwammparenchym, man könnte sie mit dicken,

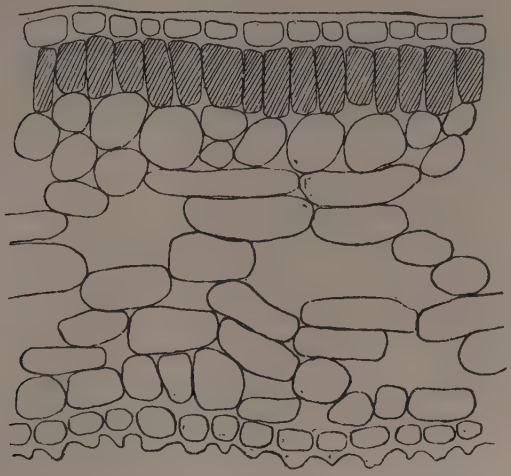

Fig. 30. 188/1. Taxus baccata. Schatten.

kurzen Schlauchstücken vergleichen, die parallel der Oberfläche angeordnet sind und unter verschiedenem Winkel zusammenstoßen. Da diese Schläuche im Schattenblatt länger sind, so wird hier ein lakunöserer Bau hervorgerufen.

Tabelle XVIII. Taxus baccata.

	Blattdicke	Palisadenparenchym	Schwammparenchym	Mesophyllquotient	Palisadenlagen	Stomata	Zahl der Epidermiszellen, Oberseite	Zahl der Epidermiszellen, Unterseite	Dicke der Epidermisaußenwand, Obers.	Dicke der Epidermisaußenwand, Unters.
Sonne	424	109	254	0,42	2	192	40	44	10	12 einj.
	549	147	335	0,43	2	198	40	44	11	13 zweij.
Schatten	318	43	228	0,18	1	176	42	41	7	10 einj.
	348	57	241	0,23	1	172	40	42	8	11 zweij.

16. Pinus laricio.

Auch Stahl hat schon einige Coniferen auf Sonnen- und Schattenblattmerkmale hin untersucht und konnte hier ebenfalls Unterschiede konstatieren. Er erwähnt bei Abies pectinata die in den Nadeln vieler Coniferen vorkommenden sklerotischen Hypodermfasern, die je nach dem Standort verschieden ausgebildet werden. So fand er an Nadeln aus sonniger Lage unter der Epidermis der Oberseite eine fest geschlossene Schicht von Hypodermfasern, an Schattenblättern waren sie nur spärlich vertreten. Ähnliche Erscheinungen konnten bei Sonnen- und Schattennadeln ein und desselben Baumes von Pinus laricio beobachtet werden. Bei dieser Conifere findet sich die sklerotische Hypodermfaserschicht rings um die Nadel herum, auf der Oberseite mächtiger als auf der Unterseite. Es wurden auch hier ein- und zweijährige Nadeln untersucht. Auf der Oberseite beträgt die Dicke der Sklerenchymschicht bei der Sonnennadel 35 μ (36 μ),[1]) bei der Schattennadel 27 μ (35 μ); auf der Unterseite 21 μ (23 μ) bezw. 17 μ (23 μ). Ebenfalls ist in den Ecken eine Verstärkung der Sklerenchymschicht zu bemerken. Sie beläuft sich beim Sonnenblatt, wenn man die Diagonale mißt, auf 65 μ (62 μ), beim Schattenblatt auf 51 μ (51 μ). Die ganze Dicke der Epidermis mit Kutikula mißt bei ersterem 21 μ (23 μ), bei letzterem 18 μ (18 μ). Es überraschte im Anfang, daß die einjährigen Nadeln kräftiger als die zweijährigen entwickelt waren, wo man doch das Gegenteil erwarten sollte. Doch diese Beobachtung ist auch schon von Meißner[2]) gemacht worden. Auch er fand, daß nicht immer die zweijährigen Nadeln länger und dicker als die einjährigen, die dreijährigen kräftiger als die zweijährigen sind. Er stellte fest, daß die Nadeln eine Zeitlang von Jahr zu Jahr an Länge zunehmen. Diese Erscheinung beobachtete er an jungen und ältern Kieferexemplaren und hier wiederum an den Nadeln der Haupttriebe, der primären und sekundären Seitentriebe. Eine gewisse Grenze in der Länge wird dabei nicht überschritten. Die Länge der untersuchten Sonnennadeln beträgt 113 mm (155 mm),

[1]) Die in Klammern stehenden Zahlen beziehen sich auf die einjährigen Nadeln.

[2]) Meißner: Studien über das mehrjährige Wachstum der Kiefernadeln. Bot. Zeit. 1894, Bd. 52.

die der Schattennadeln 103 mm (116 mm). Allem Anschein nach fielen somit die Nadeln aus dem Sommer 1912 in solch eine von Meißner beobachtete Abnahmeperiode. Die dreijährigen Nadeln desselben Baumes fügen sich in den Hauptpunkten auch in dieses Schema, doch wurden hier nicht alle Messungen ausgeführt. Um die Dicke der Nadel im Querschnitt festzustellen, wurden zwei Messungen angestellt, einmal wurde auf der Unter-

Tabelle XIX a. Pinus laricio.

	Blattdicke		Assimilationsgewebe		Epidermisdicke	Sklerenchym in den Ecken	Sklerenchymschichten	
	Breite	Dicke	Unters.	Obers.			oben	unten
Sonne								
einj.	1848	1106	209	241	23	62	36	23
zweij.	1621	1030	189	230	21	65	35	21
Schatten								
einj.	1250	933	158	200	18	51	35	23
zweij.	1398	901	148	187	18	51	27	17

Tabelle XIX b. Pinus laricio.

	Stomata auf dem Querschn.	Stomata auf 1 mm	Zahl der Harzgänge	Durchmesser der Harzgänge	Tiefe der Atemhöhle	Länge der Nadeln in mm
Sonne						
einj.	34	12	12	73	45	155
zweij.	27	15	10	60	46	113
Schatten						
einj.	20	13	7	63	51	116
zweij.	19	13	5	56	48	103

seite die Entfernung von Ecke zu Ecke gemessen, was mit Breite bezeichnet werden mag, dann die eigentliche Dicke zwischen den beiden Gefäßbündeln der Mitte. Für diese Dimensionen ergaben sich folgende Werte: Dicke der Schattennadel 901 μ (933 μ), ihre Breite 1398 μ (1250 μ); Dicke der Sonnennadel 1030 μ (1106 μ), ihre Breite 1621 μ (1848 μ). Wie bekannt sind bei Coniferen die Stomata in Längsreihen angeordnet. Es wurden die Spalt-

öffnungen auf 1 mm gezählt, als Resultat ergab sich für die Sonnennadel 15 (12), für die Schattennadel 13 (13). Die Anzahl der Stomata auf dem Nadelquerschnitt beträgt 27 (34) bezw. 19 (20). Es differiert jedoch nicht nur ihre Zahl, sondern auch die Tiefe ihrer Atemhöhle. Sie beträgt 46 μ (45 μ) bezw. 48 μ (51 μ). Ebenso weisen die Harzgänge Unterschiede auf. Beim Sonnenblatt sind sie größer und zahlreicher, ihr Durchmesser beträgt 60 μ (73 μ), beim Schattenblatt 56 μ (63 μ), die Zahl der Harzgänge 10 (12), bezw. 5 (7). Wie zu erwarten war, weist auch das Assimilationsgewebe Differenzen auf. Um bei dem halbkreisförmigen Querschnitt der Nadel eine bessere Übersicht über seine Verteilung zu gewinnen, wurden die Messungen an zwei Stellen vorgenommen, nämlich auf der Ober- und Unterseite, jedesmal in der Mitte der beiden Gefäßbündel. In der Sonne erreicht das Assimilationsgewebe auf der Oberseite eine Dicke von 230 μ (241 μ), auf der Unterseite von 189 μ (209 μ); im Schatten von 187 μ (200 μ), bezw. 148 μ (158 μ).

III. Zusammenfassung der Resultate.

Die vorliegenden Untersuchungen lassen sich wie folgt kurz zusammenfassen:

Die Sonnen- und Schattenblätter der untersuchten immergrünen Pflanzen zeigen dieselben Differenzen, wenn auch in etwas geringerem Maße, wie die betreffenden Blätter der krautigen einjährigen Pflanzen und der laubwerfenden Bäume.

1. Alle Sonnenblätter haben eine größere Gesamtblattdicke.

2. Bei allen Sonnenblättern wird eine mächtigere Palisadenschicht entwickelt. Außer bei Asarum wird im Sonnenblatt stets mehr als eine Lage Palisaden gebildet. Alle Palisaden, sowohl in der Sonne als auch im Schatten, zeigen prismatische Form, nur im Sämling von Rhododendron kommt die Trichterform vor. Auch ist es selten, daß zwei Palisaden zu einer gemeinsamen Sammelzelle hin zusammenneigen.

3. Das Schwammparenchym ist im Verhältnis kräftiger entwickelt als bei krautigen Pflanzen und laubwerfenden Bäumen,

doch ist im Schattenblatt seine Dicke geringer als im Sonnenblatt. In den meisten Fällen werden in diesem Gewebe typische Sternzellen ausgebildet, allerdings nur Ansätze dazu bei Mahonia, Andromeda japonica, Gaultheria und Laurus. Die Fortsätze der Sternzellen sind im Schattenblatt länger, häufig auch zahlreicher, wodurch dieses Blatt lakunöser wird. Überall konnte beobachtet werden, daß, wo Sternzellen auftreten, diese vom Palisadenparenchym nach der Blattunterseite hin fortschreitend an Deutlichkeit zunehmen, weshalb auch bei den Flächenschnitten darauf gesehen wurde, möglichst korrespondierende Zellagen zu vergleichen; es wurde nach Möglichkeit die unterste Schwammparenchymschicht untersucht. Bei Ledum palustre konnte die Eigentümlichkeit konstatiert werden, daß alle Zellagen im Schwammparenchym isodiametrische Zellen aufweisen, ausgenommen die unterste Schicht, wo typische Sternzellen auftreten. Bei Kalmia latifolia und Andromeda calyculata besteht das ganze Schwammparenchym aus isodiametrischen Zellen.

4. Der Mesophyllquotient ist bei Sonnen- und Schattenblättern kleiner als eins, ausgenommen bei den Sonnenblättern von Mahonia, Vinca, Laurus, beim Schattenblatt von Laurus ist er gleich eins. Überall ist der Mesophyllquotient des Schattenblattes kleiner als der des Sonnenblattes, ausgenommen bei dem Sämling von Rhododendron und bei Andromeda calyculata. Für gewöhnlich nehmen demnach die beiden Parenchyme im Schattenblatt nicht proportional ab, sondern das Palisadenparenchym wird mehr reduziert.

5. Die Zahl der Stomata ist überall bei den Sonnenblättern größer als bei den Schattenblättern.

6. Betreffs der Epidermiszellen fand sich, daß diese bald in der Sonne, bald im Schatten größer sind, daß gewöhnlich das Sonnenblatt schwächer gewellte Zellwände aufweist, wie solche auch auf der Blattunterseite häufiger als auf der Oberseite anzutreffen sind. Alle untersuchten immergrünen Blätter führen in der beiderseitigen Epidermis Chlorophyll, ausgenommen Vinca major und Azalea Himodegri, wo dieses nur auf der Unterseite zu bemerken ist. In einigen Fällen konnten im Schatten größere Chlorophyllkörner konstatiert werden. Wo eine mehrschichtige Epidermis vorhanden ist, wird sie in der Sonne

kräftiger entwickelt. Überall ist die Epidermisaußenwand auf der Blattoberseite kräftiger als auf der Unterseite ausgebildet, und für gewöhnlich ist sie beim Sonnenblatt dicker als beim Schattenblatt.

Somit zeigen die angeführten Punkte eine größere assimilatorische Tätigkeit der Sonnenblätter.

Vorliegende Arbeit wurde im Botanischen Institut der Universität Halle-Wittenberg ausgeführt.

Ich erlaube mir, auch an dieser Stelle Herrn Professor Dr. Karsten meinen aufrichtigsten Dank für die Anregung der Arbeit und das mir jeder Zeit bewiesene Wohlwollen auszusprechen. Auch danke ich Herrn Professor Dr. Pringsheim für seine freundliche Unterstützung.

Literatur.

H. Ambronn: Über Poren in den Außenwänden der Epidermiszellen. Pringsh. Jahrb. 1884, Bd. XIV.

W. C. Areshoug: 1. Der Einfluß des Klimas auf die Organisation der Pflanzen. Englers bot. Jahrb. 1882, Bd. II. — 2. Über die Bedeutung des Palisadenparenchyms für die Transpiration der Blätter. Flora 1906, Bd. 96.

G. Bonnier: Infl. de la lum. électr. continue sur la forme et la structure des plantes. Revue gén. de bot. 1895, Bd. VII.

K. Boshart: Beiträge zur Kenntnis der Blattasym. und Exotrophie. Flora 1911, Bd. 103.

A. Breitfeld: Anatomischer Bau der Blätter der Rhododendroideen. Englers bot. Jahrb. 1888, Bd. IX.

Dufour: Infl. de la lum. sur la forme et la structure des feuilles. Ann. des sc. nat. bot 1887, sér VII, t. V.

Dutrochet; Mém. pour servir à l'hist. anat. et physiol. des animaux et des vég. 1837, t. II.

H. Farenholz: Einfluß von Licht und Schatten auf Sprosse von Holzpflanzen. Kieler Diss. 1913.

Fr. v. Trimmel: Die untere Kutikula von Taxus baccata. Öster. bot. Zeitschr. 1911, 1912.

S. Grosglik: Über den Einfluß des Lichts auf die Entwicklung des Assimilationsgewebes. Bot. Zentr. 1884, Bd. XX.

H. v. Guttenberg: Anatomisch-physiologische Untersuchungen über die immergrünen Laubblätter der Mediterranflora. Englers bot. Jahrb. 1907, Bd. 38.

G. Haberlandt: 1. Vergleich. Anat. des assim. Gewebes der Pflanzen. Jahrb. f. w. Bot. 1882, Bd. XIII. — 2. Über das assimilatorische Gewebe. Ber. d. dtsch. bot. Ges. 1886, Bd. IV. — 3. Die Perzeption des Lichtreizes durch die Laubblätter. Ber. d. dtsch. bot. Ges. 1904, Bd. 22.

E. Heinricher: Über isolateralen Blattbau. Pringsh. Jahrb. 1884, Bd. XV.

Hesselmann: Zur Kenntnis des Pflanzenlebens schwedischer Laubwiesen. Beiheft z. bot. Zentralbl. 1904, Bd. XVII.

F. Johow: Über die Beziehungen einiger Eigenschaften der Laubblätter zu den Standortsverh. Pringsh. Jahrb. 1884, Bd. XV.

Kohl: Die Transpiration der Pflanze. Braunschweig 1886.

de Lamarlière: 1. Sur l'assim. comparée des plantes de même espèce dévelop. au sol. ou à l'ombre. Comptes rend. d. l'ac. d. sc. 1892, No. 9. — 2. Rech. physiol. sur les feuilles dévelop. à l'ombre et au sol. Revue gén. de bot. 1882, t. IV.

Bengt Lidforß: Zur Physiologie und Biologie der immergrünen Flora. Bot. Zentr. 1896, Bd. 68.

O. Loebel: Anat. der Laubblätter vorz. der blattgrünführenden Gewebe. Pringsh. Jahrb. 1889, Bd. 20.

O. Mathuse: Über abnormes sekundäres Dickenwachstum von Laubblättern. Berliner Diss. 1906.

Adolf Mayer: Über die Atmungsint. von Schattenpflanzen. Landwirtsch. Versuchsstation 1892, Bd. 40.

R. Meißner: Studien über das mehrjährige Wachstum der Kiefernadel. Bot. Zeitschr. 1894, Bd. 52.

E. Mer: Observ. sur la répartition des stomates. Bull. d. l. soc. bot. 1886, sér. II, t. VII.

F. Noack: Der Einfluß des Klimas auf die Kutikularisation und Verholzung der Nadeln einiger Koniferen. Pringsh. Jahrb. 1887, Bd. XVIII.

M. Nordhausen: 1. Über Sonnen- und Schattenblätter I. Ber. d. dtsch. bot. Ges. 1903, Bd. XXI. — 2. Über Sonnen- und Schattenblätter II. Ber. d. dtsch. bot. Ges. 1912, Bd. XXX.

E. Pfitzer: Beiträge zur Kenntnis der Hautgewebe der Pflanzen. Pringsh. Jahrb. 1872, Bd. VIII.

H. Pick: 1. Beiträge zur Kenntnis der assimilatorischen Gewebe laubarmer Pflanzen. Bonner Diss. 1881. — 2. Über den Einfluß des Lichtes auf die Gestalt und Orientierung der Zellen des Assimilationsgewebes. Bot. Zentralbl. 1882, Bd. XI.

S. Rywosh: Über die Palisadenzellen. Ber. d. dtsch. bot. Ges. 1907, Bd. XXV.

Schimper: Über Kalkoxalate in den Laubblättern. Bot. Zeitg. 1888, Bd. 46.

R. Schramm: Über die anatomischen Jugendformen der Blätter einheimischer Holzpflanzen. Flora 1912, N. F. IV.

H. Solereder: Systematische Anatomie der Dikotylen. Stuttgart 1899.

E. Stahl: 1. Über den Einfluß des sonnigen und schattigen Standortes auf die Ausbildung der Laubblätter. Jen. Zeitschr. f. Naturw. 1882, Bd. IX neue Folge. — 2. Über den Einfluß der Lichtintensität auf die Struktur und Anordnung des Assimilationsparenchyms. Bot. Zeitg. 1880, Bd. 38. — 3. Über den Einfluß von Richtung und Stärke der Beleuchtung auf einige Bewegungen im Pflanzenreich. Bot. Zeitg. 1880, Bd. 38.

A. Stöhr: Über das Vorkommen von Chlorophyll in der Epidermis der Phanerog. Laubblätter. Sitzungsber. d. k. Ak. d. Wiss. zu Wien 1879, Bd. 79, Abt. I.

O. Strübing: Die Verteilung der Spaltöffnungen bei Coniferen. Königsberger Diss. 1888.

Fr. Thomas: Zur vergleichenden Anatomie der Coniferen Laubblätter. Pringsh. Jahrb. 1865, Bd. IV.

A. Tschirch: 1. Über einige Beziehungen des anatomischen Baues der Assimilationsorgane zu Klima und Standort. Linnaea 1881, Bd. 43. — 2. Beiträge zu der Anatomie und der Einrollungsmechanik einiger Grasblätter. Pringsh. Jahrb. 1882, Bd. XIII.

H. Vöchting: Über die Abhängigkeit des Laubblattes von seiner Assimilationstätigkeit. Bot. Zeitg. 1891, Bd. 49.

J. Wiesner: 1. Untersuchungen über den Einfluß des Lichtes und der strahlenden Wärme auf die Transpiration der Pflanzen. Sitzungsber. d. Ak. d. Wiss. 1876, Bd. 74, Abt. I. — 2. Über die Formen der Anpassung der Laubblätter an die Lichtstärke. Biol. Zentralbl. 1899, Bd. 19.

Lebenslauf.

Ich, Meta Hessmer, luth. Konfession, wurde als Tochter des früh verstorbenen Gasthofbesitzers Fritz Heßmer am 6. März 1883 zu Hemer in Westfalen geboren. Ich besuchte 5 Jahre die dortige Volksschule und die Seminarschule zu Soest, 6 Jahre die Mittelschule zu Elberfeld, 4 Jahre die höhere Mädchenschule und das Lehrerinnenseminar daselbst. Nach der 1904 bestandenen Abgangsprüfung war ich ein Jahr als Lehrerin an einer Privatschule in Saltash (England) tätig, hielt mich zwecks Ausbildung der französischen Sprache einige Zeit in Chaumes bei Paris auf und war von Ostern 1906 bis Ostern 1909 Lehrerin an der Präparandinnenanstalt zu Essen. Darauf studierte ich 2 Semester in Göttingen, besuchte dann ein Jahr lang eine Vorbereitungsanstalt in Braunschweig und bestand im Februar 1911 die Reifeprüfung am Realgymnasium zu Leer in Ostfriesland. Hierauf studierte ich Naturwissenschaft und Mathematik ein Semester in Braunschweig, zwei Semester in Jena und seit Michaelis 1912 in Halle.

Meine Lehrer waren die folgenden Herren Professoren und Dozenten:

In Göttingen:

Ehlers, Hoffmann, Peter, Simon.

In Braunschweig:

Bergwitz, Blasius, Dießelhorst, Fricke, Rau, Timerding.

In Jena:

Detmer, Eucken, Hase, Haußner, Knorr, Pauli, Plate, Stahl, Wien.

In Halle:

Fries, Gutzmer, Haecker, Karsten, Krüger, Menzer, Pringsheim, Ruhland, Schlüter, Uphues, Wangerin.

Alle meine hochverehrten Lehrer mögen meines Dankes versichert sein.

Kalmia latifolia
Vinca major
Ilex aquifolium
Andromeda japonica
Mahonia aquif.
Rhododendron Sämling Sonne u. Schatten
Rhododendron übereinander stehende Blätter
Rhododendron Junger Trieb Sonne u. Schatten
Rhododendron Sonne u. Schatten
Andromeda calyc.
Ledum pal.
Azalea Him.
Asarum europ.
Laurus nobilis
Hedera helix
Buxus semp.
Gaultheria proc.
Taxus bac.
Pinus Jeric
S. einj.
S. zweij.
Sch. einj.
Sch. zweij.